Untersuchungen

über

die postembryonale Entwicklung

von

Aurelia aurita.

Inaugural-Dissertation

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Rostock

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Otto Friedemann

aus Hameln a. d. W.

Mit zwei Tafeln.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1902.

Referent: Herr Professor Dr. Seeliger.

Sonder-Abdruck aus: »Zeitschrift für wissensch. Zoologie«. LXXI. Bd. 2. Heft.)

Meiner Mutter

in Verehrung und Dankbarkeit

gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549205_0116

Die verschiedenen Streitfragen, welche zwischen Claus und Goette in den letzten beiden Decennien über die Entwicklung der Scyphomedusen, speciell der *Aurelia aurita* aufgeworfen sind, waren die Ursache, dass im hiesigen Zoologischen Institut eine erneute Untersuchung dieser Verhältnisse vorgenommen wurde. Nachdem vor Jahresfrist Hein die ersten Entwicklungsstadien von der Blastula bis zum achttentakeligen Scyphistoma eingehend geprüft und seine Resultate veröffentlicht hatte, unternahm ich es, die Untersuchungen bis zur Bildung der Ephyra fortzusetzen. Ich unterzog mich dieser Aufgabe auf Wunsch des Herrn Professor Dr. Seeliger und erfülle eine angenehme Pflicht, wenn ich meinem hochverehrten Lehrer für seine vielfachen Anregungen, für seine freundliche Unterstützung sowie die bereitwillige Überlassung der einschlägigen Litteratur meinen herzlichen Dank ausspreche.

Das betreffende Material wurde theils dem Aquarium entnommen, theils stammt es aus den Sendungen, welche dem Institute von Warnemünde aus zugehen. Die Larven gelangten sowohl lebend wie konservirt zur Untersuchung. In letzterem Falle gebrauchte ich ausschließlich zur Tödtung der Thiere eine Sublimat-Seewasserlösung (7 %) mit oder ohne einen Zusatz von 2 % Essigsäure. Bisweilen narkotisirte ich vorher die Scyphistomen, indem ich von einer concentrirten Chloralhydratlösung einige Tropfen dem Seewasser zusetzte und dies 1—5 Stunden wirken ließ, um tadellos ausgestreckte

Exemplare zu erhalten. Bezüglich der Färbung bediente ich mich entweder einer Alaunkarminlösung vor dem Einbetten in Paraffin, oder die Schnitte wurden später auf dem Objektträger mit Hämatoxylin und Orange G doppelt gefärbt. Die Dicke der Schnitte betrug 5, 7,5, 10 und 15 μ.

I. Das Scyphistoma.

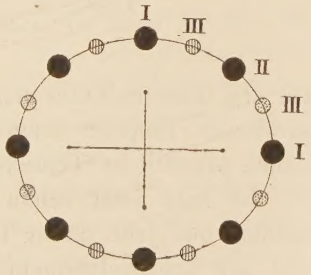
1. Äußere Form.

Das junge Scyphistoma hat im Allgemeinen eine ausgesprochene Becherform; bei genauer Betrachtung sieht man aber vier seichte Furchen an der Außenwand hinabziehen, welche in regelmäßigen Zwischenräumen angeordnet und durch die später zu besprechenden Magenfalten bedingt sind. Nach der Anheftungsstelle der Larve hin verjüngt sich der Leibesabschnitt stark und bildet hier den Stiel, dessen Ende, der Fuß, in den sogenannten Peridermnapf eingelassen ist. Da wo der Bechertheil seine größte Weite hat und die äußere Wand des Leibes in das Peristom sich umschlägt, befinden sich die acht Tentakel, lange Fühlfäden, die an der Basis ihre größte Dicke haben und nach der Spitze zu dünn auslaufen. Sie sind mit großer Beweglichkeit ausgerüstet und haben den Zweck, die in die Nähe kommenden Beutethiere einzufangen und dem Munde zuzuführen. Die Form der in der Mitte des Peristoms sich erhebenden Proboscis ist sehr variabel: bald ragt sie nach Art eines Kraters weit hervor, bald hat sie sich flach ausgebreitet, so dass sie nur unmerklich sich über das Niveau des Peristoms erhebt. Auch das Lumen schwankt; ist es klein, so zeigt die Proboscis nahezu Kreisform, ist es dagegen recht groß, so erscheint sie an vier Stellen, und zwar den Interradien entsprechend, leicht eingebuchtet (Fig. 20). Bei älteren Scyphistomen sind diese Einbuchtungen erheblich tiefer, so dass die Proboscis kreuzförmig nach den vier Perradien ausgezogen wird. Das ursächliche Moment für diesen Befund ist in der Entwicklung der Magenfalten zu suchen.

Bei der Durchsicht des reichen Materials fand ich, dass die oben beschriebene normale Form bisweilen erhebliche Abänderungen erlitt. Zunächst kann der Stiel vollkommen fehlen. Die betreffenden Larven zeigten mindestens 8, meistens 16 Tentakel. Der Polypenleib hatte dann eine fast kugelförmige, schüsselförmige oder cylindrische Gestalt. In anderen Fällen, die ich häufiger beobachtete, war der Stiel von einer außerordentlichen Länge im Verhältnis zum

Becherabschnitt (Fig. 21). Eine eigenartige Abnormität stellt Fig. 1 dar: Die Stelle, an der die anormale seitliche Bildung sich erhebt, und die geringe Zahl der Nesselzellen im Ektoderm könnten auf eine Knospung schließen lassen; dem widersprechen aber die regelmäßige geldrollenartige Anordnung der Entodermzellen, das flache Ektodermepithel sowie die einfache langgestreckte fingerförmige Gestalt. Ich möchte daher diesen seitlichen Fortsatz für einen dislocirten Tentakel halten, der abnorm tief entspringt und ungewöhnlich stark angelegt ist. Richtige Knospen habe ich ziemlich oft gesehen, jedoch lag immer der normale Knospungsmodus vor, d. h. das Tochterthier war mit dem Mutterthier gleichsinnig orientirt, saß also diesem mit dem Stieltheil und nicht mit dem Mundabschnitt auf. Die von GOETTE (9, p. 25) abgebildeten Knospungen, welche das entgegengesetzte Verhalten zeigen, sind mir nicht zu Gesicht gekommen.

Mit zunehmender Größe des Scyphistoma tritt eine reichliche Vermehrung der Tentakel ein. GOETTE (9, p. 23) unterscheidet in dieser Hinsicht zwischen einer genetisch-symmetrischen und anatomisch-symmetrischen Reihenfolge. Der ersteren liegt die Zahl 4 zu Grunde, und die Vermehrung erfolgt in den Ordnungszahlen 4, 12, 20, 28, der letzteren dagegen die Grundzahl 8, welcher die Ordnungszahlen 8, 16, 24, 32 entsprechen. Der genetische Modus sei von den anthozoenartigen Vorfahren ererbt, der anatomische während der Entwicklung der Scyphomedusen aus den Anthozoen neu erworben; beide Reihen griffen aber alternirend in einander über und erhielten dadurch den bezeichneten Gegensatz ständig aufrecht.

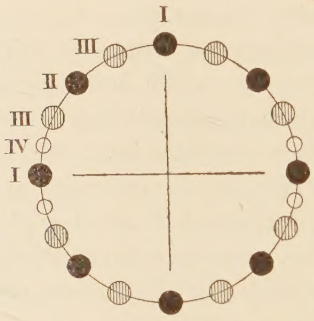


Textfig. 1.
Schema der Tentakelvermehrung von 8 auf 12 bezw. 16. *I*, Perradien; *II*, Interradien; *III*, Adradien.

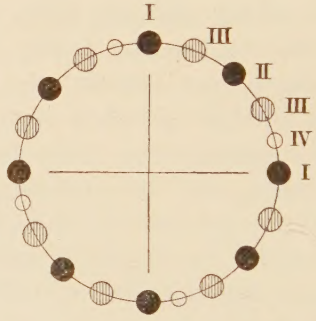
Meine Befunde sind kurz folgende: Nachdem das Scyphistoma einige Zeit auf dem achttentakeligen Stadium, welches ich als das zweite bezeichne, verharrt hat, sieht man neben den beiden perradialen Tentakeln in der Querebene[1] je zwei neue adradiale hervorwachsen (Textfig. 1); die Larve hat dann 4 perradiale, 4 interradiale und 4 adradiale Tentakel = 12. Dieser Zustand ist aber nicht von langer Dauer, denn bald vollzieht sich derselbe Vorgang in der Hauptebene, indem auch da vier adradiale Tentakel

[1] Die Querebene wird durch die kürzere, transversal verlaufende Achse, die Hauptebene durch die längere, sagittal gelegte Achse bestimmt.

auftreten, und somit die gesammte Zahl auf 16 erhöht wird. Dies Stadium betrachte ich als das dritte. Die Bildung eines weiteren Tentakels subradial und in allen vier Quadranten gleichzeitig vermehrt die Zahl auf 20. Hierbei können zwei Möglichkeiten eintreten: 1) Neben den in einer der beiden Hauptebenen stehenden beiden perradialen Tentakeln entstehen rechts und links je zwei neue (subradiale) Tentakel (Textfig. 2). In Folge dessen müssen an dieser Achse die Tentakel (fünf an der Zahl) dichter stehen als an der anderen. Ob die Vermehrung in der Haupt- oder Querebene vor sich geht, lässt sich jetzt nicht mehr nachweisen, da sich die Größenunterschiede zwischen beiden völlig ausgeglichen haben. 2) Die vier subradialen Tentakel sind derartig angeordnet, dass, wenn wir mit dem Zeiger der Uhr



Textfig. 2.



Textfig. 3.

Schema der Tentakelvermehrung von 16 auf 20. *IV*, Subradien.

um den Tentakelkranz herumgehen, vor jedem perradialen Tentakel ein neuer Tentakel eingeschoben ist (Textfig. 3). In diesem Falle stehen sämmtliche Tentakel überall in ziemlich gleicher Entfernung.

Es sind jetzt schon vier wohlentwickelte Magentaschen vorhanden, und jede dieser Taschen trägt, wenn wir die erste Möglichkeit der Tentakelvermehrung ins Auge fassen, in der einen Ebene je fünf, in der anderen je drei Tentakel, und wenn wir die zweite Möglichkeit berücksichtigen, in beiden Ebenen je vier Tentakel. Fig. 2 giebt dies letzte Verhalten wieder. Da das Mikroskop so eingestellt wurde, dass die Taschen deutlich sichtbar waren, scheinen die Tentakel centralwärts von den Taschen zu entspringen, während sie thatsächlich natürlich direkt auf den Taschen ihren Ursprung nehmen. In ganz anderer Anordnung zeigt Fig. 3 die 20 Tentakel. Die Larve ist in mehrfacher Hinsicht interessant: Auf der linken Hälfte sehen wir die interradialen Tentakel genau über den

Täniolen stehen, rechts dagegen nicht. Hier ist vielmehr noch deutlich zu erkennen, dass die Vermehrung der Tentakel von vier auf acht interseptal erfolgt, wie es GOETTE (9, p. 21) gefunden und CLAUS (3, p. 18) bestätigt hat, und dass nachträglich ein Einrücken in die Interradien erfolgt. Die von CLAUS angegebene Ausnahme, dass die anstoßenden Zipfel zweier benachbarter Taschen sich an dem Aufbau eines Tentakels betheiligen, habe ich niemals beobachtet. Zugleich beweist die Figur die Richtigkeit der Ansicht des letzgenannten Forschers (3, p. 20), dass »die ursprüngliche Inkongruenz der Anlage zuweilen persistent bleibe, so dass die Radien der Tentakeln nicht in die Gastralwülste fallen«, ein Befund, den der Autor an älteren Scyphostomen zu beobachten Gelegenheit hatte. Es ergiebt sich für die vier Taschen meiner Fig. 3 also folgende Tentakelzahl: 3, 4, 5, 6. Eine weitere Vermehrung um je einen subradialen Tentakel in jedem Quadranten führt zum vierten Stadium mit 24 Tentakeln (Fig. 4). Die Frage, wo die neuen Tentakel entstehen, erledigt sich sofort durch den Hinweis auf die Textfiguren 2 und 3. Die dort angegebenen beiden Modi werden einfach weiter fortgeführt, indem im ersten Falle (Textfig. 2) die Vermehrung in gleicher Weise auch an der anderen Achse sich vollzieht, und im zweiten Falle (Textfig. 3) hinter jedem perradialen Tentakel ein neuer subradialer eingeschoben wird. Es betrifft dies Thiere, bei denen die Ephyrabildung weit vorgeschritten ist, und acht Lappentaschen sowie Sinneskörper schon deutlich hervortreten. Die Vertheilung der Tentakel finde ich in voller Übereinstimmung mit GOETTE (9, p. 33); jede perradiale Lappentasche trägt drei, jede interradiale nur einen Tentakel, d. h. den ursprünglich septalen-interradialen Tentakel des achttentakeligen Stadiums; alle Taschen sind durch je einen adradialen getrennt. Dies Verhalten habe ich mehrfach gefunden und glaube daher, dass man dies als Normalform wohl ansprechen darf, um so mehr, als ich eine größere Anzahl als 24 niemals gefunden habe. CLAUS (3, p. 23) bezweifelt den Charakter als Normalform, weil die von GOETTE gegebene Abbildung (9, Fig. 47), die übrigens 26 Tentakel besitzen muss, weil eine Tasche und dem entsprechend wohl auch die gegenüberliegende vier statt drei Tentakel hat, sehr ungleich gestaltete Taschen in den Perradien und Interradien zeige und meint, man würde dann wenigstens statt 24 eher 32 Tentakel erwarten. In Fig. 4 sind die Taschen sämmtlich gleich gut entwickelt, die interradialen haben eine solche Oberfläche, dass sie gut noch je zwei Tentakel aufnehmen könnten, doch ist dies nicht geschehen.

Eine Vermehrung der Tentakel durch Spaltung ist mir auch vorgekommen, nur war dieselbe nicht tief und beschränkte sich auf die obere Hälfte des Tentakels; GOETTE (9, p. 23) hat denselben Vorgang an der Tentakelbasis beobachtet.

Fasse ich die Art der Tentakelvermehrung von 4 auf 8, 12, 16, 20, 24 nochmals zusammen, so kann man versucht sein, die Ansicht GOETTE's zu theilen, dass die genetisch-symmetrische und anatomisch-symmetrische Reihe mit einander alternirten. Jedoch scheint mir die Annahme einer genetisch-symmetrischen Reihe mehr eine theoretische Kombination zu sein; denn man kann bei zwölf Tentakeln nur von einer zweistrahligen Symmetrie sprechen, weil sich die vier adradialen wohl in der Nähe der Querebene finden, nahe der Hauptebene aber fehlen. Sodann liegt beim 20tentakeligen Stadium in so fern eine Besonderheit vor, als es unmöglich ist, anzugeben, welcher von den beiden mittleren Tentakeln auf jeder Tasche dem ursprünglich perradialen entspricht. Denn wenn man das Achsenkreuz, das durch die hier leicht festzustellenden interradialen Tentakel gegeben ist, halbirt, um die Radien erster Ordnung zu erhalten, so sieht man, dass deren Endpunkte zwischen die beiden Mitteltentakel fallen. Überdies stimmt die von mir auf diesem Stadium beobachtete Tentakelanordnung (Fig. 2) und GOETTE's Schema (9, Textfig. 11) durchaus nicht überein. Bezeichnet man wie die kongruenten Körperabschnitte der Echinodermen die durch je zwei Interradien begrenzten Quadranten als Parameren, so zeigen dieselben in meinem Falle völlige Kongruenz, bei GOETTE dagegen nicht.

Ich möchte die Vermehrung 4, 8, 16, 24 für die normale halten und betrachte dann das 12- und 20tentakelige Stadium als Zwischenphasen. Hierfür spricht auch der Umstand, dass Larven mit 12 und 20 Tentakeln relativ wenig, dagegen solche mit 8, 16, 24 recht häufig angetroffen wurden. Die Vermehrung der Tentakeln ist durchaus nicht immer eine gleichmäßige und den obigen Gesetzen entsprechende, Ausnahmen kommen häufig vor, wie dies auch CLAUS und GOETTE übereinstimmend betonen.

2. Das Ektoderm.

Das Ektoderm stellt sich im Allgemeinen als ein einschichtiges Deckenepithel dar. Im mittleren Leibesabschnitt des jungen Scyphistoma erscheint dasselbe als kubisches Epithel (Fig. 10), dessen einzelne Zellen reich an Protoplasma sind und daher bei der Tinktion eine dunklere Färbung annehmen, als die Entodermzellen

derselben Region (Fig. 21). Die Kerne liegen meistens in der Mitte der Zellen, oder der Stützlamelle etwas genähert (Fig. 23). Bezüglich ihrer Größe fand ich, dass sie oft etwas kleiner waren, als die Kerne in dem anliegenden Entoderm (Fig. 9*a*, 21, 26), jedoch sieht man nicht selten Fälle, wo ein Größenunterschied nicht nachweisbar ist (Fig. 10 und 23). Nesselzellen sind hier und da eingestreut. Bei älteren Larven ändert sich der Charakter insofern etwas, als bei reichlicher Vermehrung der Zellindividuen die Würfelform in die von Prismen übergeht; wir haben dann ein Cylinderepithel (Fig. 24). Die Kerne liegen hier in verschiedenen Höhen und sind häufig etwas abgeplattet beziehungsweise längsgestreckt. Eine dritte Modifikation tritt uns im Peristom und der Proboscis entgegen. In Folge der durch schnelle Vermehrung der Entodermzellen bewirkten Flächenvergrößerung dieser Region erfahren die Ektodermzellen eine wesentliche Streckung und erscheinen uns als typisches Plattenepithel (Fig. 9*a*, 21). Die Abflachung kann bisweilen ganz bedeutend sein. Die Zellen der Proboscis zeichnen sich noch dadurch aus, dass sie an ihrer Basis längsverlaufende Muskelfibrillen ausscheiden (Fig. 20*b*), welche die Verkürzung dieses Organs bewirken.

Eine eigenartige Differenzirung erfährt das Ektoderm am Stiel, speciell am Fuß. Die Zellen werden größer und erscheinen heller, da sich zahlreiche Vacuolen gebildet haben; in Folge dessen zeigt das Protoplasma dieselbe netzförmige Struktur, welche wir so häufig in Entodermzellen sehen (Fig. 32). Der Fuß hat den Zweck, die Anheftung der Larve zu besorgen durch die Ausscheidung eines Sekrets, welches später erstarrt und den Anfangs erwähnten Peridermnapf bildet. Das Ektoderm dieser Region hat daher einen drüsigen Charakter angenommen. Thatsächlich gelang es, typische Drüsenzellen zu finden (Fig. 5), die in mehrfacher Hinsicht interessant sein dürften. Die untere Zelle lässt inmitten des Sekrets einen dunklen Kern erkennen, der durch die Verdichtung (Koagulation) des Sekrets entstanden ist. Dieselbe Zelle zeigt an der Peripherie eine eigenartige Runzelung. Die Erklärung dieser Erscheinung ist durch die obere Drüsenzelle mit Leichtigkeit gegeben. Hier gewahren wir nämlich noch zwei kurze Pseudopodien. Dass dies keine Täuschung durch ein zufälliges Kunstprodukt ist, dafür bürgt der Umstand, dass ich dasselbe Verhalten noch an verschiedenen anderen Stellen zu beobachten Gelegenheit hatte. Hein (4, p. 18) ist der histologische Unterschied dieser Ektodermzellen schon auf dem Planula- und 4tentakeligen Stadium aufgefallen, nur konnte er in keinem Falle kon-

statiren, »dass pseudopodienartige Fortsätze ausgesandt wurden, oder dieser Pol sich zu einem saugnapfähnlichen Gebilde einstülpte«. Zu letzterem Punkte möchte ich bemerken, dass ich bei der Untersuchung lebender Thiere doch zweimal eine saugnapfähnliche Einstülpung gesehen habe, und in der Cirkumferenz derselben sich zahlreiche Drüsenzellen befanden, die an ihrem Körnerreichthum leicht erkannt werden konnten.

Auffällig ist ferner an dieser Stelle das Vorkommen von Nesselkapseln in zwei verschiedenen Größen und die massenhafte Invasion von Zoochlorellen (Fig. 5, 32); Nesselzellen hat man bis jetzt dem Fuß nicht zugeschrieben, und Zoochlorellen findet man an allen übrigen Theilen der Larve vorzugsweise im Entoderm.

Form und Umfang des Peridermnapfes sind sehr verschieden, es lässt sich füglich ein bestimmter Typus dafür nicht angeben. In einem Falle sah ich einen Napf von außerordentlichem Umfange. Er hatte die Form eines umgekehrten großen Tellers und übertraf in seinem Durchmesser erheblich denjenigen des Leibesabschnitts. Inmitten des Periderms begegnet man sehr oft Bakterien und Algen der verschiedensten Art, welche daselbst augenscheinlich durchaus gute Existenzbedingungen gefunden haben.

Das Ektoderm des Polypenkörpers setzt sich auf die Tentakel fort. Die Form der Zellen ist verschieden, je nachdem der Tentakel völlig ausgestreckt ist, oder sich verkürzt hat; in ersterem Falle länger als dick, in letzterem umgekehrt. So beträchtliche Formenunterschiede aber, wie sie O. und R. Hertwig (16) an den entodermalen Epithelmuskelzellen der Aktiniententakel nachgewiesen haben, konnte ich nicht beobachten. Die außerordentliche Beweglichkeit der Tentakel lässt auf einen großen Reichthum an Muskeln schließen, die sowohl längs wie cirkulär verlaufen. Auf das Ektoderm entfallen hierbei die Längsmuskeln, die Ringfibrillen gehören dem Entoderm an und werden später behandelt werden. Die Ektodermzellen der Tentakeln sind ausgesprochene Muskelepithelzellen. An ihrer Basis werden lange Fibrillen ausgeschieden, die bei ganz jungen Scyphistomen sehr fein, bei älteren dagegen gröber und desshalb besser zu erkennen sind. Auf Querschnitten kann man häufig 30—50 auf einem Schnitt konstatiren. Die Fibrillen sind quergestreift (Fig. 30).

Einen eigenartigen Charakter erhalten die Tentakel durch die Anwesenheit zahlloser, sich wulstartig erhebender Nesselzellen. Fig. 6 stellt ein Stück eines gut ausgestreckten Tentakels dar und

zeigt uns, dass diese Zellen theils zu Gruppen angeordnet sind und eine Art Batterien bilden, theils sich zu größeren Komplexen vereinigt haben und sich guirlandenartig um den Tentakel herumwinden. Hein 4, p. 29) fand die Nesselzellen kontinuirlich ohne ringförmige Anordnung über den ganzen Tentakel zerstreut. Es scheint demnach, dass die oben beschriebene Anordnung sich erst mit dem achttentakeligen Stadium herausbildet. Die Nesselzellen selbst untersuchte ich an lebenden Larven, indem das Thier in toto oder die abgeschnittenen Tentakel auf den Objektträger gebracht wurden. Die Ausstoßung der Nesselfäden ging nach Zusatz von einigen Tropfen Essigsäure stets prompt von statten. Fig. 8*b* zeigt zwei Cnidae mit noch eingestülptem Faden, in der einen sieht man den Faden ganz gleichmäßig aufgerollt, während an der anderen die um die Kapsel laufenden Ringmuskelfibrillen eingezeichnet sind. Der eindestülpte Nesselfaden und der Fibrillenbelag der Kapsel unterscheigen sich öfters dadurch unschwer, dass sich die Konkavität beim Faden nach unten, bei den Fibrillen nach oben ausbildet. Fig. 7 giebt ausgeschnellte Nesselfäden und Kapseln wieder. Die Zelle lässt ein Cnidozil deutlich erkennen und hat da, wo der Nesselfaden austritt, eine eigenartige Runzelung. Dieser Befund, sowie der am Entladungspol der Kapsel befindliche kleine Deckel erinnern an die von Grenacher (5, p. 318 und 319) an Hydra gemachte Entdeckung. Die Runzelung würde der sogenannten Umhüllungsmembran, der Deckel der Deckelmembran dieses Forschers entsprechen. Am Nesselfaden fand ich meistens zwei bis drei große Stilette, denen sich zuweilen noch einige kleinere distal anschlossen. Bei Behandlung mit Jodtinktur findet man den ganzen Faden mit äußerst feinen Pünktchen besetzt. Es liegt die Annahme nahe, dass dies ein Niederschlag sein könne: dem widerspricht jedoch die vollkommen gleichmäßige Anordnung dieser Gebilde; ich möchte sie daher als Häkchen kleinster Art ansprechen. Physiologisch ließe sich auch nicht recht verstehen, warum nur die Basis des Fadens mit Widerhaken besetzt sein sollte, während doch wohl der ganze Faden einschließlich der Stilette nur in seltenen Fällen dem Beutethier eingejagt werden dürfte.

Bei sorgfältiger Vergleichung des Umfangs vieler Nesselkapseln konnte ich zwei verschiedene Größen konstatiren, zwischen denen Übergänge nicht nachweisbar waren. Die großen Cnidae zeigten im Längs- und Querdurchmesser $7 \times 5\ \mu$, die kleineren $4 \times 2\ \mu$. Die Länge der Fäden schwankt außerordentlich, die kleinsten maßen $57\ \mu$, die größten über $260\ \mu$. Bei abgerissenen Fäden floss das

Sekret der Kapsel aus und lag in Tropfen vor den Enden (Fig. 32). Hinsichtlich der Mechanik dieser interessanten Gebilde sind wir leider auf Hypothesen angewiesen, da sie ihrer Kleinheit wegen nur mit starken Vergrößerungen beobachtet werden können, und der Vorgang der Entladung in so kurzer Zeit sich abspielt, dass unter dem Mikroskop die Fäden wie Raketen emporschnellen und die einzelnen Phasen unkenntlich bleiben. Grenacher stellt die Theorie auf, dass die Muskelkontraktion unzureichend sei, um eine so schnelle Bewegung genügend zu erklären, da bei allen Cölenteraten Muskelkontraktionen in einem relativ gemäßigten Tempo vor sich gingen (5, p. 316). Er meint, dass der Kapselinhalt unter einem Überdruck stehe und spricht von einer Kapselspannung. Dieser sollen zwei Kräfte entgegenwirken, die eine sei die schon erwähnte Deckelmembran, die andere die Umhüllungsmembran, welche sich vor dem Entladungspol der Nesselkapsel in äußerst feine, radiär verlaufende Falten lege und mit dem Cnidocil in Verbindung stehe. Beide Kräfte zusammen wären der Kapselspannung überlegen, eine Ausstoßung des Fadens fände daher nicht statt. Sobald durch Reizung des Cnidocils jedoch die Falten der Umhüllungsmembran sich ausgeglichen hätten, überwände die Kapselspannung den Widerstand der Deckelmembran und schleudere den Faden aus. Vom rein physikalischen Gesichtspunkte aus scheint mir diese Theorie Manches für sich zu haben.

Es handelt sich nicht um die einfache Ausstoßung eines Fadens, sondern um die Ausstülpung eines Gebildes von beträchtlicher Länge nach der Art eines Handschuhfingers. Dass hierbei enorme Widerstände überwunden werden müssen, ist klar. Dazu scheint mir aber eine einfache Muskelkontraktion thatsächlich unzureichend zu sein. Ein in einem geschlossenen Raum aufgespeicherter Überdruck, welcher momentan ausgelöst werden kann, hat sicherlich eine viel größere lebendige Kraft als Muskelkontraktion und kann füglich größere Widerstände auch leichter überwinden. Da andererseits das Vorhandensein von Ringmuskeln um die Kapselmembran zweifellos ist, und die Natur stets das Princip der Zweckmäßigkeit verfolgt, so werden wohl beide Faktoren, Kapselspannung und Muskelkontraktion zusammenwirken.

In dieser Annahme bestärkt mich noch der Umstand, dass es möglich ist, bei Untersuchung lebenden Materials an den Nesselzellen Fortsätze nachzuweisen, die mit Ganglienzellen in Verbindung treten. Betrachtet man den Nesselwulst eines Tentakels, so gewahrt man

zwischen den Nesselzellen basal interstitielle Zellen, die das Ektoderm zweischichtig erscheinen lassen (Fig. 8*a*). Die Nesselzellen selbst senden hier und da scharf umbiegende Fortsätze in die Stützlamelle hinein, in der man an verschiedenen Stellen Ganglienzellen erkennt. Klarer werden die Verhältnisse, sobald man durch Klopfen auf das Präparat die Dissociation des Gewebes herbeiführt. Dann werden Ganglienzellen isolirt, mit deren Fortsätzen eine oder mehrere Nesselzellen in Verbindung stehen (Fig. 8*b*).

Unter den Begriff des Ektoderms fallen ferner die Septalmuskeln. Sie haben in der Litteratur eine mannigfaltige Auffassung erfahren; zuerst sind sie als Fäden bezw. Kanäle beschrieben worden, dann hat man ihnen den Charakter von Nerven und Muskeln beigelegt und sie vom Entoderm der Magenfalten oder dem Ektoderm des Polypenleibes entstehen lassen. Goette (9, p. 16) gebührt das Verdienst, zuerst nachgewiesen zu haben, dass sie vom Peristom aus durch Einwucherung von Ektodermzellen in den Interradien entstehen, und dass sie ein richtiges Muskelepithel darstellen. Hein's Untersuchungen (4, p. 34) haben dasselbe Resultat ergeben. Da meine Befunde, so weit sie sich auf junge Scyphistomen beziehen, sich mit Hein's Angaben Punkt für Punkt decken, so genügt es, wenn ich kurz die Thatsachen anführe und nur da, wo meine Arbeiten dies nöthig machen, Einiges hinzusetze. Die einwuchernden Zellen nehmen mehr und mehr eine Spindelform an (Fig. 9*a*) und verlieren ihre körnige Struktur (Fig. 10). Auf Querschnitten hat der Muskel eine ovale Form, dessen längerer Durchmesser in die Richtung des Interradius fällt. Die Zellgrenzen sind deutlich sichtbar, die Kerne meistens etwas basal verschoben, so dass Ektoderm- und Entodermkerne ziemlich nahe rücken. In den Zellen entstehen, und zwar an der Peripherie des Zapfens, die Fibrillen, zarte auf dem Querschnitt spitzovale Gebilde, an denen eine Querstreifung noch nicht wahrzunehmen ist. In mehreren Fällen fand ich, dass die ersten Fibrillen sich da zeigten, wo die Basis der Magenfalten gelegen ist. Ob dies Zufall ist, oder ob thatsächlich hier die Abscheidung der muskulösen Substanz immer zuerst erfolgt, vermag ich nicht zu entscheiden. Ein Lumen oder einen Trichter konnte Hein nicht feststellen: »die in die Tiefe gerückten Zellen fänden sich bald zu einem kompakten Zapfen zusammen und bildeten so den massiven Muskelstrang«. Fig. 9*b* giebt einen Flächenschnitt durch das Peristom wieder. Proximal von der Tentakelbasis zeigt sich wohl ein Lumen, auf dem nächsten Schnitt (10 μ) aber schon ist es völlig verschwunden, und der darauf

folgende ist in Figur 10 gebracht. Goette macht in seiner eigenartigen Kritik (12, p. 565) der Hein'schen Arbeit dem Verfasser den Einwurf, die trichterförmige Einsenkung sei erst schwach entwickelt, bei älteren Scyphistomen und der Strobila erstrecke sie sich thatsächlich tief hinab. Ich stelle diesem die eigenen Worte Goette's in seiner Monographie (9, p. 16) gegenüber: »An den jüngsten vierarmigen Larven sehe ich das flach rinnenförmig die Proboscis umgebende Peristom in dem einen oder anderen Interradius und bald in allen vieren trichterförmig zwischen die Septen und das Schlundrohr eingesenkt, Fig. 28.« Diese Abbildung zeigt aber den Trichter bereits so gut entwickelt, dass es ganz unmöglich ist, auf Querschnitten ihn zu übersehen. Ferner muss ich mich auf Goette's *Pelagia*-Arbeit (11, p. 655) beziehen, wo er »echte Septaltrichter« bereits gefunden hat, bevor eine Proboscis zur Entwicklung gekommen und in den Fortsätzen der Trichter eine Spur von Muskel wahrzunehmen sei. Die folgenden Sätze zeigen deutlich, dass sich diese Verhältnisse auch auf *Aurelia* beziehen sollen.

Mit zunehmendem Alter des Scyphistoma gehen nun mit dem Septalmuskel verschiedene bemerkenswerthe Veränderungen vor sich. Mit der Vergrößerung der Täniolen ist auch dem Muskel eine größere Bewegungsfreiheit gegeben. Die Folge davon ist, dass die Form auf dem Querschnitt sich mannigfach ändert: spitzoval mit scharf ausgezogenen Enden (Fig. 15*b*), langoval (Fig. 11*b*), nierenförmig (Fig. 24, 25*a*), eingebuchtet (Fig. 11*a*), was in extremen Fällen zu einer ausgesprochenen Bogenform führen kann, und unregelmäßig gelappt (Fig. 15*a*). Noch auffälliger sind die Strukturverhältnisse. Die Zellen haben die Tendenz, ihre Grenzen aufzugeben und mit einander zu konfluiren. Nur bei Schnitten dicht unter dem Peristom sieht man noch Zellgrenzen erhalten, aber auch nur am Rande, in der Mitte hat sich schon ein feines Netzwerk von Protoplasma gebildet (Fig. 11*a*), was auf das Vorhandensein von zahlreichen Vacuolen schließen lässt. Bei tiefer liegenden Schnitten haben wir ein einheitliches Sarkoplasma mit einigen Kernen und zahlreichen Fibrillen (Fig. 11*b*). Die Kerne haben meist eine ovale Form und sind weniger stark gefärbt als die des benachbarten Ektoderms. Sie liegen im Gegensatz zu Goette's Angaben (9, p. 17) theils basal, theils mehr nach der Mitte hin verschoben. Die Fibrillen entwickeln sich, wie jener Forscher bereits angiebt, oft zu mehreren in einer Zelle. Sie sollen bald spindelförmig, bald unregelmäßig abgeplattet sein und mit den zugeschärften Rändern nicht selten weit ins Innere der Zelle hineinragen. Ich habe dies bei meinen Präparaten nicht in dem gleichen Maße beobachtet.

Die Fibrillen waren sämmtlich und zwar regelmäßig basal abgeplattet und nach dem Inneren des Muskelstranges hin stumpf zugespitzt, hatten also eine gedrungene Kegelform (Fig. 11*a* u. *b*). Goette bildet (9, Fig. 35) die Fibrillen als relativ kurze Spindeln ab, während ich stets schmale Fibrillen von oft bedeutender Länge konstatiren konnte (Fig. 12). Die Fibrillen erscheinen jetzt nicht mehr glatt, sondern deutlich quergestreift. Der ganze Muskelstrang ist nach und nach bis in den Fuß hinabgewachsen. Ein Lumen oder einen Trichter habe ich aber auch jetzt nicht nachweisen können. Vielleicht hat sich Goette durch die netzförmige Struktur und den Reichthum an Vacuolen täuschen lassen. Denkt man sich in der Fig. 11*a* central eine gemeinsame große Vacuole, so ist eine gewisse Ähnlichkeit zwischen diesem Bilde und dem von Goette (9, Fig. 34) wiedergegebenen wohl herauszufinden.

Die eigentliche Bedeutung der Längsmuskeln ist leider immer noch nicht klar. Vielleicht sind sie als Erbstück von einer Polypen-Vorfahrenform aufzufassen.

Wenn ich auch die Anwesenheit eines Trichters bei jungen Polypen leugnete, so kommt ein solcher gleichwohl auf allen Stadien vor. Er entsteht aber zu einer anderen Zeit und vor allen Dingen an einer anderen Stelle als Goette dies angiebt und abbildet. Was zunächst den Namen »Septaltrichter« betrifft, so scheint mir die Bezeichnung nicht besonders glücklich gewählt. Ginge wirklich, wie Goette (9, p. 41; 10, p. 32) behauptet, aus dem Septaltrichter die Subgenitalhöhle der späteren Meduse hervor, so wäre logischerweise diese Einstülpung als Subgenitaltrichter zu bezeichnen, wie man ja auch die erste Anlage des Gehörorgans Hörgrübchen und nicht etwa Nachhirngrübchen oder ähnlich nennt. Ich möchte dem Septaltrichter Goette's den indifferenten Namen Peristomtrichter geben und werde an der Hand meiner Befunde versuchen, diese Bezeichnung zu begründen.

Zu der Zeit, wo das Scyphistoma auf dem Höhepunkte seiner Entwicklung angelangt ist und 24 Tentakel besitzt, sehe ich das Peristom an derselben Stelle einsinken, wo früher durch einen ähnlichen Vorgang der Septalmuskel entstanden ist (Fig. 12). Dieser bildet aber nur scheinbar die strangförmige Fortsetzung des Trichters, denn bei starker Vergrößerung zeigen sich zwischen beiden bemerkenswerthe Unterschiede. Fig. 13 bringt die Verhältnisse klar zum Ausdruck. Die Zellen des Trichters sind deutlich von einander abgegrenzt, reich an Protoplasma und haben große, tief dunkel

gefärbte, mehr rundliche als ovale Kerne, während im Muskel die Zellgrenzen geschwunden sind, das Protoplasma netzförmige Struktur angenommen hat, und die Kerne blass und länglich-oval aussehen. Die an ihrem welligen Verlauf und bei Doppelfärbung an dem gelblichen Tone leicht erkennbaren Muskelfibrillen umgreifen den Trichter an seiner tiefsten Stelle nicht von allen Seiten, sondern setzen sich distal fort, dem Trichter hier sich anschmiegend. An dieser Stelle der Verwachsung zwischen beiden Gebilden sondern die Zellen des Trichters bereits cirkulär verlaufende Muskelfibrillen ab, die natürlich auf dem Längsschnitt quer getroffen sein müssen. Um das Verhalten der Muskeln besser studieren zu können, stellte ich Macerationspräparate her (eintägige Einwirkung einer stark verdünnten Chromsäurelösung, Färbung mit Beale's Karminlösung, Aufbewahrung in Nelkenöl, Ausschneiden einer Täniole und Öffnung derselben). Man konnte ein pinselförmiges Ausstrahlen der langen, sehr schmalen und quergestreiften Fibrillen konstatiren und sich überzeugen, dass auch hier wieder peripher (das Präparat ist hier zufällig anders orientirt) die Fibrillen weiter hinauf laufen, den Trichter umgreifend, dessen Lage noch deutlich erkennbar ist. Über das Lageverhältnis zwischen Peristomtrichter und Muskel geben Querschnitte einen klaren Aufschluss. Fig. 15*a* und *b* geben einen solchen Schnitt an der Stelle der größten lichten Weite des Trichters wieder. Der Muskel liegt an der Täniolenwurzel und erscheint plattgedrückt. Der Trichter hat sich zwischen ihm und dem Täniolenrande ausgedehnt. Dass dies eine ektodermale Einstülpung ist, beweist auch die Anwesenheit von mehreren Nesselkapseln. Ich möchte noch auf eine eigenartige Differenzirung der Zellen des centralen und peripheren Randes des Trichters hinweisen, auf welche ich später bei den Rückbildungserscheinungen zurückkommen werde. Je weiter wir die Einstülpung nach unten verfolgen, je kleiner wird sie Fig. 16*a*), nimmt zunächst eine ovale und zuletzt eine kreisrunde Form an (Fig. 16*b*). Die letzte Abbildung zeigt nochmals die seitliche Umwachsung durch den Muskel.

Was nun die Tiefe des Trichters anlangt, so stehen meine Befunde auch hier im Gegensatz zu Goette (11, p. 655), der diese Bildung bis an den Stiel verfolgt haben will. Messungen an zahlreichen Scyphistomen ergaben Tiefen von 40—112 μ. Die erste Zahl bezieht sich auf ein 2 mm großes Thier, die letztere auf ein solches von 4 mm. Nehmen wir wirklich an, dass auf den Leibesabschnitt der Polypen nur die Hälfte kommen, also 1 bezw. 2 mm, so ist ersichtlich,

dass im ersten Falle der Trichter nur durch $^1/_4$, im letzteren sogar nur durch $^1/_5$ des Becherabschnittes reicht. An ein Hinabwachsen bis an den Stiel ist daher nicht zu denken, und Bilder, wie sie Goette (9, Fig. 41, 42, 48, 55) bringt, habe ich niemals gesehen. Mir scheint die Tiefe des Trichters auch keine so große Bedeutung zu haben, das primäre Moment ist die reichliche Bildung von neuen Zellindividuen an einer bestimmten Stelle des Peristoms. Da hier nun gerade der Muskel ansetzt und somit eine Verbindung beider Theile von Anfang an gegeben ist, so zieht der Muskel bei seinen Kontraktionen, oder wenn er sich sonst verkürzt, die Ektodermeinstülpung nach hinten zu in die Täniole hinein. So entsteht ein Trichter als eine völlige Neubildung.

Goette (9, p. 28) bringt die koncentrische Verbreiterung des peristomialen Endes des Trichters mit der Bildung des Peristoms in Verbindung und lässt die perradialen, zwischen je zwei Trichtern bestehenden Brücken dadurch verschwinden, dass dieselben sich einsenken, sobald die beiden Blätter der sogenannten Taschenvorhänge aus einander weichen. Da man nun sowohl die Trichteranlage auf so jungen Stadien wie auch das Vorhandensein von Taschenvorhängen negiren muss, so kann man füglich die Trichterbildung nicht in der von Goette angegebenen Weise zu der Entwicklung des Peristoms in Beziehung bringen. Auch Claus (3, p. 33) legt gegen diese Ansicht Verwahrung ein. Der radiale Durchmesser des Trichters ist allerdings meistentheils kleiner als der senkrechte dazu, so dass die Einstülpung bogenförmig, zum Peristomrand parallel erscheint, jedoch fand ich nicht selten Fälle, wo es umgekehrt war, und der radiale Durchmesser den tangentialen um ein Mehrfaches übertraf. In einem Falle wechselte dies sogar regelmäßig in den vier Quadranten ab Peristomiale Brücken zwischen je zwei Trichtern waren stets vorhanden. Die eigentliche Bedeutung des Trichters wird erst klar, wenn wir das weitere Schicksal desselben bis zum Ende verfolgen; ich gedenke dies bei den Rückbildungserscheinungen zu erwähnen.

Als letzte (wenigstens theilweise) ektodermale Bildung habe ich die Sinneskörper zu behandeln. Über den Ort ihrer Entstehung sind die Autoren getheilter Ansicht. Claus (2, p. 11) lässt sie aus den Basalabschnitten der perradialen und interradialen Tentakel hervorgehen und glaubt, dass sie morphologisch einem Tentakel entsprechen, denn bei *Chrysaora* habe er radiale Tentakelreste den Sinneskolben aufsitzend gefunden. Nach Goette (9, p. 34) entsteht der Sinneskörper »unmittelbar unter dem Lappenrande aus der sub-

umbrellaren Wand, also einwärts vom mittleren Tentakel«. Ich habe *Chrysaora* nicht untersucht, so weit aber *Aurelia* in Frage kommt, muss ich die Angaben von Goette durchweg bestätigen. Fig. 17 zeigt, wie sich der subumbrellare Rand der Lappentasche centralwärts vom Radialtentakel ausstülpt, und hierbei sowohl Ektoderm wie Entoderm betheiligt sind. Die nächsten Schnitte der Serie lassen unzweideutig erkennen, dass der radiale Tentakel noch in seiner ganzen Ausdehnung völlig intakt ist. Dasselbe trifft auf Fig. 18 zu; der Schnitt ist so ausgefallen, dass noch ein in Rückbildung begriffener subradialer Tentakel mit getroffen ist. Der andere subradiale liegt hinter der Ebene der Zeichnung und kann einige Schnitte weiter leicht festgestellt werden.

Indem der Sinneskörper sich weiter entwickelt, verlängert er sich in der Radialebene, biegt an seiner Insertionsstelle rechtwinklig um und bahnt eine eigenartige Differenzirung des Ektoderms an drei Stellen an. Das Ektoderm der Subumbrella erscheint ganz normal, sobald es aber an die Basis des Sinneskolbens kommt, tritt eine überaus reiche Vermehrung der Zellen ein. Letztere werden prismatisch, die Kerne liegen sehr dicht und in verschiedener Höhe und sind häufig längsgestreckt. Nach dem freien Ende des Kolbens flacht sich das Ektoderm zu einem sehr feinen Plattenepithel ab, um bald darauf wieder nach der exumbrellaren Seite zu in ein Cylinderepithel überzugehen. Dieses unterscheidet sich aber von dem vorigen dadurch, dass die Kerne alle in einer Höhe liegen. Hier ist diejenige Stelle des Sinneskörpers, wo wir später bei der Ephyra den Ocellus wiederfinden; in den stäbchenförmigen Zellen kann man bereits die Anlage der Sinnes- und Pigmentzellen sehen. Basal von diesen Zellen erscheint die Stützlamelle etwas verdickt.

3. Das Entoderm.

Im Gegensatz zu den übrigen Autoren lässt Goette aus einer im Planulastadium zu beobachtenden ektodermalen Einstülpung am oralen Pol ein ektodermales Schlundrohr hervorgehen. Gegen die Angaben haben schon Claus und Chun (15, p. 209—211) Widerspruch erhoben, da sie den von Goette konstruirten anthozoenartigen Bau nicht bestätigt fanden. Durch Hyde's Arbeit (13) schienen die Behauptungen Goette's dagegen gestützt zu werden, bis Hein (4, p. 19) gleich Chun und Claus abermals zu einem völlig entgegengesetzten Resultate gelangte. Ich kann auf diese letzte Arbeit, welche mit aller Sorgfalt durchgeführt ist, um so mehr verweisen, als ich keine

abweichenden Befunde weiter gemacht habe. Es scheint mir aber nöthig, auf einen Widerspruch aufmerksam zu machen, der sich in Goette's eigenen Schriften findet. In seiner Monographie (9, p. 13) lässt er das Schlundrohr, die primären Magentaschen und daher auch Taschenvorhänge und Taschenostien noch bei achttentakeligen Larven deutlich nachweisbar sein, und eben so wird in seiner zweiten Schrift (10, p. 25) erst, wenn die Bildung der Subumbrella im achttentakeligen Stadium beginnt, der Rand der Taschenvorhänge undeutlich. Eben so erwähnt er später in seiner *Pelagia*-Arbeit (11, p. 687), dass er bei *Aurelia* nicht nur tentakellose, sondern selbst achttentakelige Larven angetroffen habe, deren Schlund und Taschenvorhänge noch erhalten waren. Im Gegensatz zu diesen Angaben steht die letzte Erwiderung Goette's (12, p. 562) auf die Mittheilungen Hein's. Bei *Aurelia* sollen jetzt plötzlich nur die jüngsten tentakellosen Larven einen anthozoenartigen Bau besitzen, um ihn in der Regel schon vor der Tentakelbildung oder im Beginn derselben einzubüßen.

So junge Stadien habe ich nun nicht untersucht, Hein hat an ihnen aber ein ektodermales Schlundrohr nicht finden können. Für mich kommt nur das achttentakelige Stadium in Frage. Trotz eifrigen Suchens ist es mir in keinem Falle gelungen, Bilder zu finden, die mit den Angaben Goette's in Übereinstimmung zu bringen sind. Fig. 19*a* stellt einen Querschnitt durch die Proboscis und die Tentakel dar. Nach der Theorie jenes Forschers müssen beide Blätter der Proboscis ektodermaler Natur sein. Die Schichten unterscheiden sich aber nicht unwesentlich von einander: die äußere hat kubische, an einzelnen Stellen abgeflachte, die innere schmale, fast stäbchenförmige Zellen, die erstere ist relativ arm an Protoplasma, die letztere reichlich damit versehen, jene lässt kleine rundliche Kerne in regelmäßiger Anordnung erkennen, diese dagegen größere längliche Kerne in verschiedenen Höhen. Es ist daher unwahrscheinlich, dass beide ektodermal sind. Überdies hat Hein an einer lückenlosen Reihe aller verschiedenen Stadien nachgewiesen, dass die erste Durchbruchsstelle des Entoderms nach außen im jungen zweischichtigen Keim genau dort liegt, wo später die Mundöffnung sich befindet, dass niemals, weder auf früheren noch späteren Stadien eine ektodermale Einstülpung erfolgt. Die innere Schicht der Proboscis ist demnach vom Entoderm gebildet, und damit fällt von selbst die Möglichkeit eines ektodermalen Schlundrohrs. Diese Annahme ist auch aufrecht zu erhalten, wenn man verfolgt, wie Goette das Verschwinden der Taschenvorhänge darstellt (11, p. 669). Dieselben sollen sich horizontal

flach ausziehen und dem Peristom anschmiegen, wodurch aber die hintere Grenze des Schlundrohrs nicht ganz verschwinde, denn eine ringförmige Furche zeige diese Grenze noch später an, wofür die Figg. 94—97 als Beleg herangezogen werden.

Die eigenartige Differenzirung der Entodermzellen der Proboscis setzt sich auf das Peristom fort mit dessen peripherer Begrenzung sie gleichfalls aufhört. Man ist geneigt zu fragen, welche Bedeutung dieser ungewöhnlichen Zellvermehrung zuzuschreiben sei. Man kann für diese Erscheinung zwei Gründe anführen, da aus der Proboscis der Magenstiel, aus dem Peristom die subumbrellare Region der Meduse hervorgeht und zum Aufbau derselben ein großes Zellenmaterial erforderlich ist, und da zweitens bei der Nahrungsaufnahme gerade diese Theile des Polypen den größten mechanischen Einwirkungen ausgesetzt werden und sie daher besonders stark und widerstandsfähig sein müssen, kann nur ein verhältnismäßig dickes Entodermepithel diese Anforderungen erfüllen.

Einen wesentlich anderen Charakter zeigt das Entoderm im Gastralraum. Die Zellen lassen durchweg eine blasige Form erkennen und springen gegen den Magen unregelmäßig vor (Figg. 20, 25). Bisweilen eng zwischen einander eingekeilt, erscheint die Basis oft schmäler als der freie Rand, was sich dadurch leicht erklärt, dass hier die über die Nachbarzellen emporragenden Elemente zu rascherem Wachsthum Raum finden. Das Protoplasma ist weniger reichlich als im Ektoderm, und es zeigen sich viele Vacuolen im Inneren der Zellen. Meistens ordnet sich das Protoplasma an der freien Oberfläche der Zellen dichter an, als an den anderen Stellen. Auch eine Verschiedenheit der Größe der Kerne beider Blätter lässt sich, wenn auch nicht immer (Figg. 10, 22), so doch in vielen Fällen nachweisen (Figg. 20, 25).

An einzelnen Stellen im Entoderm sind Körnerzellen eingeschoben. Sie stellen lange kolbenförmige Zellen dar, deren Inneres mit Körnchen verschiedener Größe erfüllt ist (Figg. 21*c*, *K*). Diese Zellen heben sich stets durch ihre dunklere Färbung von den benachbarten scharf ab.

Den Entodermzellen des Gastralraumes fällt in erster Linie die Verdauung der eingeführten Nahrungskörper zur Aufgabe. Dieser Vorgang ist schon vielfach untersucht worden, ohne dass es gelungen wäre, eine einheitliche Theorie darüber aufzustellen. Allgemein unterscheidet man eine extra- und intracelluläre Verdauung, je nachdem die Stoffe außerhalb oder innerhalb der Zellen ihre Auflösung

erfahren. KRUKENBERG (7, p. 140) bekämpft nachdrücklich die intracelluläre Verdauung und will durch eingehende Versuche nachgewiesen haben, dass dieselbe ausschließlich an der Peripherie der Entodermzellen stattfinde und hierzu die unmittelbare Berührung der Substanz mit dem lebenden Gewebe nöthig sei. Die Nahrungskörper sollen eine Verschleimung erfahren, ohne dass ein verdauendes Sekret existire oder nachgewiesen werden könne. Wie der Forscher dann die Verdauung sich denkt, darüber macht er keine weiteren Angaben. Wenn sein Einwurf auch wohl berechtigt ist, dass die celluläre Aufnahme fester d. h. unverdaulicher Farbkörperchen keine Erklärung für die Verdauung voluminöser Fibrinmassen enthalte, so werden seine Versuche, so weit Aurelia in Frage kommt, doch durchaus nicht bestätigt. Hier finden sich beide Verdauungsarten thatsächlich vor. Fig. 12 *Vd*, zeigt einige Entodermzellen, die durch ihr Volumen auffallen und augenscheinlich mit der Verdauung beschäftigt sind. Die ganze Lappentasche ist mit Nahrung der verschiedensten Art vollgestopft. Die Figg. 21*a*, *b* illustriren dies bei starker Vergrößerung und führen uns einige interessante Einzelheiten vor. Fig. 21*b* giebt eine große typische Drüsenzelle wieder. Da in der Gastralhöhle ein freier enzymatischer Verdauungssaft nicht existirt, so wird dieser von einzelnen Zellen abgeschieden, sobald der Kontakt zwischen ihrer Peripherie und einem Nahrungskörper den Anstoß dazu giebt. Das Sekret entleert sich, umfließt den Fremdkörper und löst ihn auf. Fig. 21*a* scheint mir ein deutlicher Beweis gegen die Angaben KRUKENBERG's zu sein. Wir sehen hier, wie die phagocytären Zellen Nahrungskörper aufnehmen und können diesen Vorgang Schritt für Schritt verfolgen. Im Inneren der Zellen sind viele Vacuolen zu erkennen, in Folge dessen das Protoplasma eine netzförmige Struktur annimmt, die bald gröber bald feiner ist. Man bemerkt Kerne in verschiedenen Stadien der Auflösung und eine gelbe Zelle zur Hälfte aufgezehrt. In Fig. 21*b* liegt eine Zelle von offenbar derselben Art inmitten einer Entodermzelle und ist noch völlig erhalten. Fig. 21*c* bringt einige phagocytäre Zellen aus dem Stielkanal. Ein gelber Körper (Algenzelle) liegt vor den Entodermzellen. Eine Entodermzelle hat einen ähnlichen Körper schon aufgenommen und mit seiner Auflösung begonnen, die zweite stellt eine typische Körnerzelle dar, die vierte Entodermzelle scheint mit der Verdauung fertig zu sein, nach dem Füllungszustande und dem Reichthum an Protoplasma zu urtheilen. Als besonders bemerkenswerth hebe ich

noch hervor, dass es möglich war, Diatomeen innerhalb von Entodermzellen nachzuweisen.

Verschiedentlich fand ich in dem Entoderm Nesselzellen, die sich von denjenigen des Ektoderms nicht unterschieden (Figg. 12, 18, 27*a*). Fig. 9*a* lässt eine in Bildung begriffene Nesselkapsel erkennen. Einen solchen Reichthum, wie ihn Hyde (13, Figg. 77, 78) für *Cyanea* abbildet, habe ich bei *Aurelia* nie beobachtet.

Die Entodermzellen des Stiels unterscheiden sich nur in einigen nebensächlichen Punkten von denjenigen des Magenraums. Die Kerne liegen fast ausnahmslos an der Oberfläche, also dem Lumen des Kanals zugewandt; hier ist auch das spärliche Protoplasma angehäuft, während der mittlere und basale Theil der Zellen von Vacuolen, oft von einer einzigen großen erfüllt ist. Das Lumen des Kanals ist, dem Umfange des Stiels entsprechend, bald recht ansehnlich, bis unten in den Fuß hinabgehend, bald sehr klein. Im ersteren Falle sind die Zellen häufig zwischen einander eingekeilt und haben Birnen- oder Flaschenform. Der Kontour des Lumens zeigt dann große Unregelmäßigkeiten. Ist dagegen der Stielkanal eng, dann erscheinen die Zellen sehr voluminös, bald halbkugelig, bald halbelliptisch vorspringend, bald ausgesprochen pyramiden- oder kegelförmig, wobei die größte Breite der Zelle an der Basis liegt. Ich erwähnte im Anfang dieser Abhandlung, dass bisweilen der Stiel außerordentlich dünn ausgezogen sei. In solchen Fällen lässt sich der Stielkanal nicht bis zur Fußplatte verfolgen. In einer gewissen Höhe verschwindet er, und der Stiel wird solid, wie es bei *Cotylorhiza* die Regel ist. Die Zellen verschieben sich dann gegen einander, und es entsteht an der Basis des Fußes eine einreihige geldrollenartige Anordnung (Fig. 20), die eine Ähnlichkeit mit dem Tentakelentoderm hervorruft.

Ich möchte an dieser Stelle noch einer Erscheinung Erwähnung thun, die eine Symbiose zwischen Thier und Pflanze darstellt, nämlich der Anwesenheit von zahlreichen gelben Zellen, sogenannten Zoochlorellen im Entoderm (Figg. 20, 25). Diese Organismen siedeln sich sowohl in der Gastralhöhle wie im Stiel an und scheinen diejenigen Stellen zu bevorzugen, wo das Protoplasma am reichsten angesammelt ist. Daher sehen wir sie im Magen meistens an der Zelloberfläche (Fig. 25), im Stiel und Fuß in nächster Nachbarschaft des Kerns gelegen (Fig. 20). Theilungen kommen auch gelegentlich zur Beobachtung (Fig. 22).

Eine besondere Differenzirung des Magenentoderms stellen die

Täniolen dar. Goette (9, p. 11) lässt sie aus den an die vier Kanten des ektodermalen Schlundrohrs grenzenden Partien des Entodermepithels zuerst entstehen, während Hein (4, p. 30) ihren Ursprung an diejenige Stelle verlegt, »wo die seitlichen Partien des Innenblattes in die der Mundscheibe übergehen«. Claus vertritt dieselbe Ansicht. Ich fand die Täniolen am stärksten entwickelt central von der Basis des interradialen Tentakels, da wo der Septalmuskel sich einsenkt. Die Entodermfalte lässt sich nun sowohl horizontal wie vertikal nach abwärts verfolgen. Was den ersten Punkt anlangt, so fand ich Claus' Ansicht (2, p. 14) vollauf bestätigt, dass die Täniole nicht bis zum Rande des Mundes verläuft, sondern, sich auf die Basis desselben beschränkend, einen kurzen Wulst centralwärts von jedem interradialen Tentakel entsendet. Über die Ausdehnung in vertikaler Richtung, die nach Hein (4, p. 32) das erste Drittel des Centralmagens kaum überschreitet, nahm ich einige Messungen vor. Bei jüngeren Scyphistomen mit acht Tentakeln und 0,5 mm Größe sah ich die Täniole nur auf zwei Schnitten, während der ganze Centralmagen auf sieben sich nachweisen ließ. Man sieht hieraus, dass die Angaben Hein's zu Recht bestehen. Mit zunehmender Größe der Larve tritt auch eine Oberflächenvergrößerung der Täniole ein; denn es ist nur natürlich, dass das Scyphistoma diejenige Körperschicht, welcher die Nahrungsaufnahme obliegt, zu vergrößern sich bestrebt, um die in stärkerem Verhältnis zunehmende Gesammtkörpermasse ernähren zu können. Es tritt also bei unserer Larve zunächst eine Vermehrung der Zellen an der Peripherie der Täniole ein (Fig. 22), so dass dieselbe sich weiter in die Gastralhöhle erstreckt. Die Kerne sind kleiner und liegen in verschiedener Höhe, die Zellen schmaler und reicher an Protoplasma. Gelegentlich lässt sich eine Kerntheilung konstatiren (Fig. 22), auch Nesselzellen sind nachweisbar.

Diese eigenartige Differenzirung des Täniolenrandes hat eine verschiedene Deutung erfahren. Während Goette in seiner Monographie (9, p. 12 und 15) das Ektoderm bis zur Schlundpforte gehen und die Mesenterialfilamente aus den Septen d. h. entodermal entstehen lässt, behauptet er in seiner späteren Arbeit (11, p. 653), dass das Ektoderm des Schlundrohrs längs der Magenfalten hinabwachse. Hyde, welche allerdings nicht *Aurelia aurita* sondern *A. marginalis* und *flavidula* untersuchte, vindicirt den Magenfilamenten gleichfalls einen ektodermalen Ursprung. Beide Autoren haben die Thatsache für sich, dass ein solcher Vorgang bei den Anthozoen notorisch ist. Bei der Durchsicht vieler Serien habe ich genau

darauf geachtet, ob ich einen Zusammenhang zwischen der Differenzirung des Täniolenrandes und derjenigen des Peristoms, wo wir eine ähnliche Erscheinung bereits kennen gelernt haben, nachweisen konnte, jedoch ist dies in keinem Falle gelungen. Ich muss diese Bildung daher als eine rein lokale Differenzirung des Entoderms betrachten.

Bei weiterer Vermehrung der Zellen fängt die Täniole an sich in Falten zu legen (Fig. 23 und kleine tentakelähnliche Fortsätze zu bilden. Die Kerne liegen sehr dicht, sind sehr klein geworden, und die Zellen haben Cylinderform angenommen. Ein weiteres Stadium zeigt Fig. 24*a* von einem 2,5 mm großen Scyphistoma. Hier haben sich an der äußersten Peripherie schon jene Kräuselungen angelegt, die als Mesenterialfilamente bekannt sind. Ich habe auch bei diesen älteren Stadien Messungen vorgenommen, um die Ausdehnung der Täniolen in vertikaler Richtung festzustellen. Bei dem Fig. 23 zu Grunde liegenden Präparat verhält sich die Länge der Täniole zu derjenigen des ganzen Centralmagens wie 210 *μ* : 360 *μ* = 7 : 12. Dieselbe Ermittelung ergab für Fig. 24 *a* das Verhältnis von 180 : 320 = 9 : 16. Wir können hieraus den Schluss ziehen, dass beim älteren Scyphistoma die Täniole über etwas mehr als die Hälfte der Gastralhöhle sich erstreckt, um dann in der Wandung zu verstreichen. Dieser Befund stimmt auch mit dem Totalbilde Fig. 24*b* wohl überein. Die Figg. 2 und 3 geben die Täniolen wieder, wenn man von oben in den Magen hineinschaut, in Fig. 2 haben sie eine normale Größe, in Fig. 3 dagegen erscheinen sie mächtig aufgebläht, so dass sie sich fast berühren. Im weiteren Verlauf der Entwicklung liefern die Täniolen die Anlage der Gastraltentakel für die Ephyra, ein Vorgang, der sich einleitet, sobald durch das Auftreten der Septalostien die Kontinuität der Täniole mit der entodermalen Gastralwand unterbrochen ist.

Dies leitet uns über zu der Taschenbildung, einem Gebiete, welches noch weit davon entfernt ist, in allen seinen Einzelheiten völlig aufgeklärt zu sein. Vielleicht gelingt es mir, einen kleinen Theil dazu beizutragen. Die von Goette in seiner Monographie (Nr. 9) niedergelegte Ansicht über diesen Punkt ist kurz folgende: Durch die Anlage des ektodermalen Schlundrohrs werden vier Magentaschen gebildet, zwar nicht zugleich, aber doch bald hinter einander, und alle vier sind dann mit Entoderm ausgekleidet und stellen Divertikel der Gastralhöhle dar, welche durch die bald darauf entstehenden Täniolen getrennt sind. Schlundrohr und Taschen bleiben auch

später bestehen, denn zu keiner Zeit stimmt das Scyphistoma mit einem Hydroidpolypen überein (9, p. 16).

Bei dem Bestreben Goette's, an dem Scyphistoma eine den Anthozoen gleiche Organisation nachzuweisen, ist es interessant, die Arbeit Appellöf's über Aktinien-Entwicklung zum Vergleich heranzuziehen. Der Verfasser weist nach (16, p. 68), dass die Taschenbildung nicht der primäre Entwicklungsvorgang bei den Anthozoen ist, dass vielmehr, so wie von Hein für *Aurelia* nachgewiesen, die Entodermfalten zuerst entstehen, die, wenn sie zu Septen auswachsen, zur Bildung der Interseptalfächer oder Magentaschen führen. Appellöf hält daher die Begründung, welche Goette für eine nähere Verwandtschaft zwischen der Scyphula und den Anthozoen in diesen Vorgängen sucht, für nicht berechtigt.

Nachdem die Septalostien einen kontinuirlichen Magentaschenraum geschaffen haben, erheben sich über den vier Magentaschen die vier perradialen breiten Lappentaschen, und unter den Septaltentakeln zeigen sich konische Läppchen, die Anlage der vier interradialen Lappentaschen. Diese Angaben hat Goette in seiner *Pelagia*-Arbeit (11, p. 667) ganz erheblich modifizirt: Von den vier durch das Schlundrohr bedingten Magentaschen bleiben nur die beiden in der Hauptebene vom Entoderm ausgekleidet, diejenigen der Querebene aber werden vom Ektoderm gebildet, denn sie sollen durch eine Ausstülpung des ektodermalen Schlundrohrs entstanden sein. Die Vermehrung auf acht Taschen geschieht durch Dreitheilung der ektodermalen Taschen der Querebene (11, p. 672), so dass sechs Taschen eine ektodermale und nur zwei eine entodermale Auskleidung haben. Dadurch, dass bei zunehmendem Wachsthum der Larve die Taschenvorhänge sich spalten, um sich dem Peristom anzuschmiegen (11, p. 669), sollen die acht Taschen zwar etwas verwischt werden, aber doch noch immer nachweisbar sein (11, p. 682). Die acht Taschen lassen darauf unter den Peristomecken konische Blindsäcke hervorgehen, die als Anlagen der acht Lappentaschen gedeutet werden (11, p. 673, Fig. 97). Jedoch mache sich ein Unterschied zwischen den perradialen und interradialen dadurch bemerkbar, dass die ersteren, höher hinaufreichend, das Peristom emporheben, die letzteren dagegen, etwas tiefer liegend, in horizontaler Lage unter dem Peristom einige Zeit verharren. Bei den vier perradialen Taschen sollen die der Hauptebene sich wieder etwas höher hinauf erstrecken, als die der Querebene. Alle diese kleinen Unterschiede glichen sich erst später aus. Goette macht an verschiedenen Stellen (11, p. 680) darauf

aufmerksam, dass die Entwicklung der *Pelagia* und *Aurelia* in allen wesentlichen Punkten (besonders wird die Reihenfolge der acht Taschen genannt) gleich verlaufe.

Hein konnte bei jungen Scyphistomen keine Magentaschen finden, sondern nur Magenrinnen (4, p. 37) und betrachtet nicht das Anthozoon, sondern den Hydroidpolypen als Vorstufe in der Entwicklung der *Aurelia*-Larve. Dieser Ansicht muss ich mich anschließen. Ich fand sowohl auf Längs- wie Querschnitten zuerst die Bildung von Taschen auf dem achttentakeligen Stadium (Fig. 25). Die Tasche macht durchaus den Eindruck einer Neubildung, sie erhebt sich nahezu senkrecht zur Oberfläche des Peristoms, welches hervorgewölbt wird. Einige Schnitte weiter zeigt sich eine konform angelegte zweite Tasche, der ersten diametral gegenüber. Die Ausstülpung ist um so mehr als echte Tasche anzusprechen, als sie nicht mit der Basis eines Tentakels zusammenfällt. Dass ausgewachsene Tentakelbasen eine Tasche vortäuschen können, davon konnte ich mich bei Durchsicht der Serie ebenfalls überzeugen. Querschnitte zeigten einen Fall, wo die Bildung der Taschen in der einen Ebene thatsächlich etwas vorauseilt, so dass Goette's Angaben in diesem Punkte eine Bestätigung finden; aber es scheint sich diese geringe Verschiedenheit bald wieder auszugleichen, denn ich habe sie später nie wieder beobachtet. Was die Auskleidung der Taschen anlangt, so muss ich konstatiren, dass dieselbe ausschließlich durch echtes Entoderm geschieht.

Die Figg. 26, 27*a* mögen dazu als Beleg dienen. Die beiden neben einander liegenden Taschen müssen nothgedrungen zwei verschiedenen Achsen angehören, keine von beiden lässt aber eine besondere Differenzirung der inneren Auskleidung erkennen.

Sobald das Scyphistoma eine gewisse Größe erreicht hat 1.5 bis 2 mm, 16 Tentakel), beginnen sich die Septalostien zu bilden (Figg. 27*a*, *b*). Sie erscheinen zuerst als kleine Öffnungen im Septum hoch oben unter der Proboscis. Der Durchbruch setzt sich nach unten hin allmählich fort, die vier Magentaschen kommuniciren jetzt mit einander, und der Ringsinus (Claus) oder der Magentaschenraum (Goette) ist entstanden. Dies ist eine Vorbedingung für die Vermehrung der vier Magentaschen auf acht Lappentaschen. Die vier neuen Taschen entstehen nämlich bei *Aurelia* nicht durch Dreitheilung der Taschen der Querebene, sondern, in acht Zipfeln fortwachsend, selbständig direkt über den Septalostien. Es gehen also die interradialen Lappentaschen aus den benachbarten Theilen zweier

Magentaschen hervor. Dass die perradialen Taschen höher hinaufreichen sollen als die interradialen, konnte ich nicht bestätigen. Dies scheint mir schon aus dem Grunde unmöglich, weil die Ostien die höchste Lage, welche überhaupt nur denkbar ist, einnehmen, und eine Taschenbildung über ihnen sofort in und über das Niveau der perradialen Taschen rücken muss.

In diese Zeit fällt auch die Entstehung von Muskelfibrillen an der subumbrellaren Seite der Lappentaschen. Sie verlaufen radiär und werden als quergestreifte Fibrillen in großer Anzahl von den Ektodermzellen an deren Basis ausgeschieden. Langsam schreitet die Entwicklung der acht Lappentaschen weiter fort (Fig. 4), die auf ihrem Rande die Tentakel in der Anfangs beschriebenen Anordnung tragen und bestimmt sind, die acht Stammlappen der Ephyra zu bilden.

Da wo sich im Ektoderm die Anlage des Sinneskörpers vorbereitet, entsendet das Entoderm der Lappentasche einen Fortsatz in Form einer Ausstülpung (Fig. 17). Diese Betheiligung ist um so auffälliger, als im Allgemeinen bei den Cölenteraten die Sinnesorgane sich nur aus dem Ektoderm differenziren; die Scheibenquallen machen mit den Narko- und Trachymedusen hingegen eine Ausnahme. Bezüglich der Histologie dieses Gebildes vertritt Goette (9, p. 34) die Ansicht, dass in dem kolbenförmigen Ende des Sinneskörpers sich ein solider entodermaler Zellhaufen anlege, und dass auf diesem Stadium Krystalle noch nicht zur Ablagerung kämen. Claus (3, p. 27) dagegen findet in jedem Zellhaufen eine centrale Höhle, um welche die Zellen des Entoderms sich gruppirten; Krystalle würden schon jetzt abgelagert.

Beide Forscher stimmen darin überein, dass der Stiel des Sinneskörpers hohl sei. Meine Befunde halten gewissermaßen zwischen beiden Autoren die Mitte.

An ein und derselben Serie war es möglich, bei den verschiedenen Sinneskörpern derselben Larve Folgendes zu konstatiren:

1 eine centrale Höhle und Anordnung der Entodermzellen um dieselbe (Fig. 17),

2) eine kleine centrale Höhle und unregelmäßige Anordnung der Entodermzellen, welche sich zwischen einander einkeilten,

3) einen soliden Zellhaufen, die Zellen in einander geschoben oder geldrollenartig angeordnet. Wahrscheinlich haben wir hier drei verschiedene Phasen vor uns. Krystalle konnten aber in keinem Falle jetzt schon nachgewiesen werden.

Als letztes bleibt mir unter dem Entoderm noch der Über-

gang des Darmentoderms in das des Tentakels zu behandeln übrig. Die Hydroidpolypen lassen in diesem Punkte mannigfaltige Variationen erkennen: bald erscheinen Tentakel und Gastralentoderm scharf von einander geschieden, indem die Anordnung der Entodermzellen an der Ursprungsstelle der Tentakeln keinerlei Störung zeigt, und das Tentakelentoderm der Außenseite des Gastralentoderms einfach aufliegt, bald ist das Darmentoderm an dieser Stelle unterbrochen, und die ersten Zellen des Tentakels nehmen an der entodermalen Auskleidung des Magens mit Theil. Bei Durchsicht zahlreicher Serien sah ich an *Aurelia* das in Fig. 28 wiedergegebene Verhalten. Die Gastralhöhle schließt sich durch eine kontinuirliche, bogenförmig verlaufende Zellschicht gegen das Tentakelentoderm ab. Das letztere schiebt zunächst zur Ausfüllung über dem Bogen einige keilförmige Zellen ein, um dann sofort die großen, geldrollenartig geordneten, relativ plasmaarmen Achsenzellen zu liefern. Diese sind von einer festen Membran umgeben und enthalten eine helle Flüssigkeit, welche das fein granulirte Protoplasma allseitig umgiebt. Die Form der Zellen ist je nach dem Kontraktionszustand der Tentakel sehr variabel. An der Peripherie des Entoderms werden zahlreiche feine Ringfibrillen ausgeschieden, die in Verbindung mit den schon erwähnten Längsfibrillen des Ektoderms die überaus große Beweglichkeit der Tentakel erklärlich machen. Die Ringfibrillen sind erheblich feiner als die Längsfibrillen und bei jüngeren Individuen von einer Zartheit, dass sie selbst bei Gebrauch der stärksten Vergrößerungen leicht übersehen werden können. Fig. 29 stammt von einem 4 mm großen Scyphistoma, dessen Tentakel tangential angeschnitten ist und beide Arten von Fibrillen zur Anschauung bringt. Die Ringfibrillen sind gut um $^1/_3$ kleiner als die Längsfibrillen. Unter Ölimmersion war es möglich, eine feine Querstreifung nachzuweisen, jedoch muss man sich in diesem Punkte sehr vor Täuschungen hüten, denn es ziehen oft feine Protoplasmafäden, besetzt mit regelmäßig vertheilten Plasmakörnchen, in derselben Richtung wie die Fibrillen. Bei hoher und niederer Einstellung aber lassen sich beide Gebilde wohl aus einander halten. Ich mache noch auf die merkwürdige Erscheinung aufmerksam, dass die Fibrillen hier und da verzweigt sind.

4. Das Mesoderm.

Die zwischen beiden Blättern der Larve sich hinziehende Stützlamelle ist zunächst sehr schmal und völlig homogen. Sobald aber

das achttentakelige Stadium erreicht ist, beginnt sie, ihr Volumen zu vergrößern und zwar zunächst in den Magenfalten, ein Vorgang, der Hand in Hand geht mit der schon beschriebenen Zellvermehrung an dieser Stelle. Die verdickte Stützlamelle steht oft nur durch einen sehr feinen Strang mit der übrigen Stützsubstanz der Leibeswand in Verbindung (Fig. 19). Bisweilen werden sogar die Magenfalten durch massenhafte Vermehrung der Zwischensubstanz blasig aufgetrieben (Fig. 2). Auch da, wo sich die Entodermfalte zur Bildung der Täniole erhebt, tritt die Stützlamelle stärker auf, aber weder hier noch an anderen Stellen war eine Differenzirung derselben in zwei Schichten, von denen die eine dem Entoderm, die andere dem Ektoderm anliegt, nachzuweisen. Über das Auftreten von Zellen sind hinsichtlich des Zeitpunkts die Ansichten der Autoren verschieden. Goette (9, p. 13) fand Zellen in der Gallerte erst im Ephyra-Stadium, Claus (1, p. 15) sah bereits Zellen mit kurzen Ausläufern auf jüngeren Stadien, war aber im Zweifel, ob nicht künstliche Verschiebungen von Entodermzellen vorliegen könnten. Hyde (13, p. 558) sah schon im achttentakeligen Stadium Kerne und Fibrillen in der Gallerte und leitete die ersteren aus dem Entoderm ab. Wenn ich auch bei *Aurelia aurita* nicht massenhaft Zellen und gar schon Fibrillen auf einem so jungen Stadium finden konnte, so traf ich doch gelegentlich in der Stützsubstanz der Täniolen aus dem Entoderm auswandernde Zellen an (Fig. 22). Mit zunehmender Größe der Larve traten diese Mesenchymzellen reichlicher auf, auch eine unregelmäßige, zarte, faserige Struktur machte sich bemerkbar (Fig. 23, 24). Dieser Vorgang setzt sich fort, und so ist es nicht schwer, bei alten Scyphistomen von 4 mm ein typisches faseriges Bindegewebe zu konstatiren (Fig. 31). Die Fasern liegen theils einzeln und sind dann sehr zart, theils sind sie zu Bündeln zusammengefasst und bilden so derbe Faserzüge. Die Zellen zeigen Fortsätze nach allen Richtungen und lassen Kerne deutlich erkennen; wir haben in ihnen richtige Bindegewebszellen vor uns.

Es bleibt mir noch übrig, einige Worte über den Ursprung dieser Zellen anzufügen. Claus und Hyde leiten sie vom Entoderm ab, eine Ansicht, die zweifellos richtig ist — meine Figg. 21—23 sprechen auch dafür —, nur ist dies nicht der einzige Modus ihrer Entstehung. Der in Fig. 24*a* wiedergegebene Befund, dass eine Zelle der Stützsubstanz dem Ektoderm dicht anliegt, veranlasste mich, diese Sache weiter zu verfolgen. Fig. 30 stellt das Ektoderm eines 1,5 mm großen Thieres dar und zeigt nicht nur, dass sie auch aus dieser Körperschicht ihren Ursprung nehmen können, sondern auch wie sie

sich aus dem Zellverbande loslösen. Die betreffende Ektodermzelle verlegt ihren Kern basalwärts, schiebt das Protoplasma nach, nimmt auf diese Weise Birnenform an und zieht dann mit Leichtigkeit den schmalen peripheren Theil nach sich. In die Stützlamelle gelangt, strecken solche Zellen sofort amöboide Fortsätze aus, es sind richtige Mesenchymzellen aus ihnen geworden.

II. Ausbildung der Ephyra.

1. Strobilation.

Drei Gebilde, welche beim Aufbau der Ephyra eine große Rolle spielen, wurden im vorigen Abschnitte bereits erwähnt: die Anlage der acht Lappentaschen, die Sinneskörper und der Peristomtrichter. Bevor ich die weitere Entwicklung schildere, muss ich einen Vorgang behandeln, der in der Zeit seines Auftretens sehr variabel ist und in seiner Deutung zu mannigfachen Kontroversen Veranlassung gegeben hat, nämlich die Strobilation. Claus (2, p. 9) fasst den Process so auf, dass zunächst die Einschnürung des Scyphistomaleibes einsetze, und mehrere Segmente in zunehmender Größe vom Munde zum Stiel entständen. Noch ehe diese Erscheinung aber ihren Abschluss erreicht habe, bildeten sich am vorderen Ende eines jeden Segments acht Vorwölbungen, die Anlagen des Lappenkranzes; hieraus gingen die Randlappen nebst Sinneskolben hervor. Ferner hält der Autor die Strobilation für einen integrirenden Theil der Ephyra-Bildung. Ganz anderer Ansicht ist Goette (9, p. 39): Die Sonderung der oralen Hälfte von der unteren Stielhälfte, die schon an achttentakeligen Larven eben so bestehen könne, wie an Thieren mit weit vorgeschrittener Ephyra-Bildung, gehöre gar nicht zur Strobilation, erst die beginnende Durchschnürung beider Theile bedeute den Eintritt der Strobilation. Ich muss mich dieser letzten Ansicht anschließen und kann die Fig. 4 und 20 als Beleg anführen, wobei ich bemerke, dass die Fig. 20 sich auf ein achttentakeliges Scyphistoma bezieht. Wann nun die richtige Strobilation beginnt, darüber bestimmte Angaben zu machen bin ich außer Stande. Die in Fig. 32 wiedergegebene junge Larve von 0,48 mm lässt schon unzweideutig eine beginnende Durchschnürung äußerlich wie innerlich erkennen, obgleich von Peristomtrichtern, Septalostien, Lappentaschen etc. noch nichts wahrzunehmen ist. Andererseits sah ich zahlreiche Strobilae mit Lappentaschen an der oberen Scheibe, mit tiefen Peristomtrichtern, aber noch ohne Sinneskolben und ohne Rückbildung

der Tentakel. In noch anderen Fällen fand ich Strobilae mit großen Lappentaschen, Trichtern, relativ weit ausgebildeten Sinneskörpern und ausgesprochener Tentakelrückbildung. Diese Befunde bestärken mich in der Annahme, dass die Strobilation ein Vorgang ist, der unabhängig mit der *Ephyra*-Bildung läuft.

Der Vorgang spielt sich nun in folgender Weise ab: In einigem Abstande vom Tentakelkranze beginnt sich eine zuerst seichte Furche zu bilden, die tiefer und tiefer geht und den Leib der Larve in eine schüsselförmige obere Hälfte und in eine untere, die Stielhälfte theilt. Die letztere schwillt an ihrem oberen Ende alsbald kolbig an, schnürt sich etwas unterhalb wieder ein, und dieser Vorgang kann sich vielfach wiederholen. Wir haben in diesem Falle eine polydiske Strobila vor uns. Vollzieht sich der ganze Process langsamer, und löst sich das erste Stück als fertige Ephyra schon ab, bevor eine zweite Einschnürung des Stiels erfolgt ist, zeigt also die Larve stets nur eine Scheibe, so spricht man von einer monodisken Strobila. Beide Arten unterscheiden sich noch dadurch, dass im ersteren Falle die unter der oberen Ephyra abgeschnürte zweite Scheibe einen Tentakelkranz nicht bildet, während im letzteren Falle nach Ablösung der Ephyra der Stiel seinen Tentakelbesatz häufig regenerirt. In diesem Punkte muss ich Goette's Angaben (9, p. 39) bestätigen; in der Art und Weise jedoch, wie die endgültige Trennung der Scheibe vom Mutterthier erfolgt, weichen meine Resultate etwas ab. Goette (p. 40) will zwei Modi beobachtet haben:

»1) Der Stiel schrumpft dicht unter der Ephyra-Scheibe zu einem dünnen Strang zusammen und schwillt unterhalb der Einschnürung wieder an. Die Längsmuskeln atrophiren, Centralmagen und Magenrinnen schließen sich über dem Stiel durch Verschmelzung ihrer ganzen entodermalen Wand, und das Ektoderm setzt sich auf den Stiel fort.

2) Die Muskeln atrophiren nicht, und der Stiel wird vierkantig an der Einschnürungsstelle. Hier beginnt dann eine Auflösung des Ektoderms und Entoderms, so dass die vier Stränge allein die Ephyra noch halten. Nachdem die Muskeln durchgerissen sind, besitzt die freigewordene Ephyra eine weite Öffnung am Scheitel ihrer Exumbrella, deren Verwachsung wahrscheinlich in ähnlicher Weise wie im ersten Falle eine Abplattung des Centralmagens zur Folge hat.«

Meine Beobachtungen ergaben, dass sich noch unmittelbar vor der Abschnürung die Muskeln von der oberen, stets durch besonderen Umfang ausgezeichneten Ephyra völlig intakt bis unten in den Fuß

hinabstrecken. Sie sind mächtig entwickelt, haben zahlreiche Kerne und imponiren als vier starke Eckpfeiler. Das Entoderm zeigt die von Goette beobachtete Verschmelzung an der Einschnürungsstelle, und das Ektoderm setzt sich von der oberen Scheibe zur unteren fort. Der Stiel ist unterhalb der Einschnürung stets kolbig angeschwollen und selbst, nachdem sich vier bis fünf Scheiben angelegt haben, lässt er noch leichte Wellenlinien erkennen, eine Andeutung, dass weitere Segmente vorbereitet werden. Die Einschnürungen gehen zunächst interradial nur bis an die Septalmuskeln heran, perradial dagegen erstrecken sie sich tief in den Polypenleib hinein. Auf Querschnitten suchte ich nach der vierkantigen Form des Stiels. Die von Goette 9, Fig. 57) gegebene Abbildung fand ich nicht bestätigt, vielmehr erschienen mir die Einbuchtungen sehr unregelmäßig; der Querschnitt sah gelegentlich herzförmig, in anderen Fällen S-förmig aus. Freie Ephyren mit einem Scheitelloch habe ich niemals beobachtet; nach dem Vorhergehenden ist ein solcher Befund auch unwahrscheinlich. Das Ektoderm hat sich bei der Durchschnürung in den Perradien der Hauptachse sehr genähert. Reißen jetzt die Muskeln durch, so schreitet die seitliche Einschnürung bis zum Centrum vor. Die Muskelstümpfe ziehen sich in die Ephyra zurück, und das Ektoderm schließt sich auch über ihren früheren Durchtrittsstellen.

Bei der Beobachtung der Larven im Aquarium war mir aufgefallen, dass dieselben im Stadium der Strobilation eine eigenthümliche gelblich-weiße Trübung ihres Gewebes zeigten, und ich versuchte, die Ursache dieser Erscheinung auf Längs- und Querschnitten zu erforschen. Auf den ersten Blick schienen die Ektodermzellen an ihrer Oberfläche eine gelbe Cuticula zu besitzen, die bald schmaler bald dicker die Peripherie der Zellen einsäumte und eine sehr feine körnige Struktur zu haben schien. Unten im Stiel traten innerhalb derselben größere gelbe Zellen auf (Zoochlorellen), welche sich auch hier und da im Entoderm wiederfanden. Zugleich gewahrte ich aber im Entoderm einzelne sehr kleine gelbe Körperchen, die in der Größe und Farbe mit denjenigen im Ektoderm identisch waren. Bei sehr starker Vergrößerung löste sich dann die angebliche Cuticula in lauter winzige gelbliche runde Gebilde auf, die ich als Bakterien, speciell Kokken auffassen möchte. Hierfür spricht der Umstand, dass sie stellenweise sich in geschlängelten Reihen zu einer Art Kette hinter einander anordnen, wie dies bei den Streptokokken z. B. allgemein bekannt ist. An zahlreichen Stellen gelang der Nachweis, dass sie

in Reihen hinter einander die Ektodermzellen durchsetzen und so ins Entoderm gelangen. Somit glaube ich, die Gelbfärbung der Strobila durch eine massenhafte Invasion von Kokken und Zoochlorellen erklären zu können.

2. Rückbildungen.

Mit der weiteren Entwicklung der jungen Ephyra hängen einige Rückbildungserscheinungen zusammen und zwar betreffen sie die Tentakel, die Peristomtrichter und Septalmuskeln.

Bezüglich der Tentakel vertritt Claus die Ansicht, dass diese Gebilde auf dem Wege einer successiven Schrumpfung (Atrophie) verschwinden (2, p. 10; 3, p. 27), während Goette (9, p. 34) zwei Arten der Tentakelrückbildung beschreibt: 1) Abfall durch Einschnürung an der Basis, wobei das Ektoderm sich verdickt und das Entoderm sich auflöst, 2) fortschreitende Schrumpfung von der Spitze zur Basis und nachfolgender Schwund der meistens geknöpften Stummel durch Atrophie. Meine Beobachtungen ergaben, dass beide Forscher im Recht sind. Die Einschnürung vollzieht sich in folgender Weise: An der Basis des Tentakels bildet das Ektoderm eine ringförmige Falte, welche den ganzen Tentakel bis auf einen schmalen Spaltraum durchsetzt (Fig. 33). Hier hat das Entoderm, das in der früher beschriebenen Weise (Fig. 28) sich gegen das Tentakelentoderm abgrenzte, neue Zellen gebildet, welche die Achsenzellen des Tentakels napfförmig umgreifen. Die Folge der tiefen Einschnürug durch das Ektoderm ist, dass die Ernährung des Tentakels unterbrochen wird, wodurch sowohl das Ektoderm wie Entoderm des Tentakels ein verändertes Aussehen gewinnt. Das stark verdickte Ektoderm erscheint erheblich heller als an anderen Stellen der Ephyra, in Folge der geringeren Menge an Protoplasma (Fig. 18). Die Kerne, kleiner als sonst und in verschiedenen Höhen, nehmen absonderliche Formen an: länglich, birnenförmig, spitz-oval, eiförmig. Die früher so großen Chordazellen sind stark geschrumpft, sowohl in der Längsrichtung des Tentakels als quer dazu. In Folge dessen rücken die Kerne näher zusammen. Wir sehen an ihnen die verschiedensten Phasen der Desorganisation. Die Kerne erscheinen zunächst heller als sonst, weil sie chromatinärmer geworden sind. Der Kontour wird unregelmäßig und zeigt sich gelegentlich an einer Stelle eingebuchtet, so dass eine Herzform entsteht. Fig. 34*b* illustrirt dies Verhalten, welches noch interessanter dadurch wird, dass zwei nucleolusartige Gebilde im Innern gelegen sind. In anderen Fällen bleiben die Umrisse

noch erhalten, während im Innern die chromatische Substanz und die Nucleoli zunächst zerstört werden und in viele Stücke zerbröckeln. Stellenweise ist dieser Process schon so weit gediehen, dass die Kerne nur noch als blasse und unregelmäßige Körperchen zu erkennen sind. Dieser ganze Process führt also dazu, dass der Tentakel in toto abgeworfen wird.

Anders vollzieht sich die Rückbildung der Tentakel durch Schrumpfung (Fig. 35). Da, wo das Entoderm der Lappentasche normal in das Tentakelentoderm übergeht, findet nicht, wie oben, durch Zellvermehrung ein dichter Abschluss statt, sondern im Gegentheil eine Auflösung, indem sich hier zahlreiche mit amöboiden Fortsätzen versehene phagocytäre Zellen bilden, die in den Tentakel hineinwandern und zunächst dessen Entoderm und im Anschluss daran auch pas Ektoderm auflösen. KOWALEVSKY (8) beschreibt bei den Ascidien, wie die Mesodermzellen sich an die Ektodermzellen anlegen, sie einbuchten, einen Fortsatz hineinsenden, den Kern bei Seite schieben und durch das Ektoderm hindurchwandern, ein Vorgang, der sich in manchen Punkten mit meiner Beobachtung der Phagocyten berührt. Das Tentakelentoderm ist glashell geworden und Protoplasma nicht mehr nachweisbar. Das Ektoderm erfährt, wie beim vorigen Modus, eine Verdickung nur noch in verstärktem Maße. Theils dringen die phagocytären Zellen zwischen die Ektodermzellen ein, theils wandern die letzteren selbst nach innen; in beiden Fällen vollzieht sich eine wahrscheinlich fettige Desorganisation. Der Kern liegt dann am einen Pol des eiförmigen Plasmadetritus. Diese Gebilde ähneln sehr den zahlreichen Nesselkapseln, deren Membran nebst Inhalt denselben Process durchmacht, wie das übrige Ektoderm. Bei einer so weitgehenden Auflösung werden naturgemäß auch die Muskelfibrillen nicht verschont bleiben. Sie heben sich vom Ektoderm ab und gelangen mehr ins Innere des Tentakels, wo sich ihnen phagocytäre Zellen anlegen und sie successive einschmelzen. Bemerkenswerth bleibt aber, dass die am äußersten Tentakelende befindlichen Ektodermzellen sich vor dieser Zerstörung schützen, indem sie eine eigenartige basale cuticulare Kappe absondern, die sie vom übrigen Ektoderm und Entoderm ziemlich scharf scheidet. Die Zellen an der Tentakelspitze sind außerordentlich lang und basal fein zugespitzt, enthalten hier und da Nesselkapseln mit körnigem Inhalt und zeigen an ihrer Basis eine Verdickung. Da die Zellen dicht neben einander liegen, scheinen diese basalen Verdickungen eine Kappe zu bilden.

Über das endgültige Schicksal des Peristomtrichters Septal-

trichter Goette's) gehen die Meinungen der Autoren sehr aus einander. Während Goette (9, p. 41) dem Trichter eine große Bedeutung zuschreibt und aus ihm die Subgenitalhöhle der Meduse ableitet, sieht Claus (3, p. 32) in ihm »lediglich eine in dem endständigen Abschnitte des Muskels auftretende Invaginationshöhle, nach deren Resten man bei der Ephyra vergeblich suchen würde«. Dem gegenüber betont Goette (10, p. 33), »dass er den Trichter noch bei fertigen Ephyren als deutliche Einsenkung der Subumbrella mit einem fadenförmigen Fortsatze nachweisen konnte«. Mein Befund nimmt eine Mittelstellung zwischen beiden Autoren ein: Der Trichter liefert nicht die Subgenitalhöhle, er ist aber eine Höhle, die sammt einem Muskelrest noch bei der freischwimmenden Ephyra deutlich zu sehen ist. Um zu eruiren was aus dem Trichter werde, stellte ich Messungen bei drei verschieden weit entwickelten Thieren an und fand Folgendes:

Größe der Objekte	Tiefe des Trichters	Breite des Trichters
I = 2,2 mm	112 μ	475 μ
II = 3,7 »	23 μ	14 μ
III = 5,0 »	9 μ	33 μ

Hieraus geht zur Evidenz hervor, dass der Trichter mit der Zeit eine völlige Rückbildung erfährt, indem er aus der Tiefe nach und nach bis zum Niveau der Subumbrella hinaufgezogen wird. Die auf diese Weise an der Oberfläche disponibel werdenden Ektodermzellen finden Verwendung beim Aufbau zweier Theile der Larve, die in dieser Zeit eine mächtige Entwicklung erfahren: des Magenstiels und der Subumbrella. Der erstere geht aus der Proboscis hervor und stellt ein langes schlauchförmiges, vierkantiges Rohr dar, die letztere ist die flächenhafte Ausbreitung des Peristoms. Beide, Proboscis und Peristom, haben sich, wie ich schon früher erwähnte, in ihrem entodermalen Theile durch massenhafte Zellvermehrung auf diese Oberflächenvergrößerung eingerichtet. Das dazu nöthige Ektoderm liefert zum Theil der Peristomtrichter. Bei seinem Verschwinden wirken zwei Komponenten, eine vertikale und eine horizontale. Gewisse Beobachtungen an Durchschnitten von Trichtern Fig. 15*a*) lassen die Annahme berechtigt erscheinen, dass beide Komponenten nicht gleich stark sind. Ich machte an anderer Stelle schon darauf aufmerksam, dass die centrale Partie des Trichters sich in auffälliger Weise von der peripheren histologisch unterscheidet: hier zahlreiche,

dicht an einander gedrängte schmale Zellen, dort wenige, weil stark aus einander gezogene Zellen. Hieraus glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass der Magenstiel in der gleichen Zeit schneller in die Länge wächst, als die Subumbrella in die Breite. Es werden somit die central gelegenen Zellen des Trichters schneller aufgebraucht als die peripheren und erfahren dadurch zuerst eine Dehnung und Abflachung. Bei den frei schwimmenden Ephyren von 4—6 mm Durchmesser lässt sich der Trichterrest nur als seichte Einbuchtung central von den Gastraltentakeln nachweisen (Fig. 36), wobei ein kurzer kegelförmiger Anhang, der geschwundene Septalmuskel, den sicheren Beweis liefert, dass wir es hier wirklich mit dem rückgebildeten Trichter zu thun haben. Ich wählte für diese viel umstrittene Bildung den Namen »Peristomtrichter«, weil derselbe weder im Muskel liegt noch die Subgenitalhöhle hervorgehen lässt, sondern lediglich eine vom Peristom aus erfolgende vorübergehende ektodermale Einwucherung in die Täniole darstellt. Ob später an derselben Stelle die Subgenitalhöhle selbständig entsteht, ist nicht festgestellt worden. Die angezogene Fig. 36*a* giebt noch einige Querschnitte und einen Längsschnitt durch die Gastraltentakel wieder und zeigt die Entstehung derselben als Ausstülpung des Entoderms.

3. Die Ephyra.

Kurz bevor die Ephyra sich von dem Scyphistoma loslöst, beginnt sie die Anzahl ihrer Taschen zu vermehren. Die vier Magentaschen entstanden, wie wir bereits sahen, auf einem ziemlich frühen Stadium, es folgten, als die Septalostien sich zeigten, die acht Lappentaschen; jetzt tritt noch eine weitere Taschenbildung auf, sobald durch flächenhaftes Wachsthum des Randes der Scheibe der Ringsinus sich erheblich vergrößert hat. Wir gewahren dann zwischen den acht Stammlappen, also adradial, kleine warzenförmige Vorsprünge, Ausstülpungen des Ringsinus, an denen sich Ektoderm und Entoderm betheiligen. Dies sind die Taschen dritter Ordnung, die Marginaltaschen Goette's. Die von letzterem Forscher beschriebene komplicirte Bildung von 16 Verlöthungsstreifen konnte ich nicht beobachten.

Die acht Stammlappen, welche die Lappentaschen enthalten, haben sich centrifugal stark verlängert, wobei jedoch das Ektoderm dem Entoderm vorauseilt und so zunächst allein distal die beiden Flügellappen bildet. Das Entoderm, welches die Lappentasche auskleidet, lässt an deren peripheren Ende drei kleine Ausstülpungen

hervorgehen, zwei seitliche, die sogenannten Flügeltaschen und eine mediane, welche sich in den Sinneskörper hineinbegiebt. Das Ektoderm erstreckt sich weiter hinaus, wird im Bereich des Sinneskolbens in einer gleich zu beschreibenden Weise differenzirt und lässt die beiden nur aus Ektoderm und einer massenhaft entwickelten Gallerte bestehenden Flügellappen hervorgehen. Subumbrellar zieht im Ektoderm des Flügellappens und Stammlappens ein Radiärmuskel zum Ringsinus hin, an dem gleichfalls subumbrellar ein wohl entwickelter Ringmuskel zu erkennen ist (Fig. 37). Die Gastraltentakel haben sich vermehrt, Gruppen von je vier bis sechs Tentakeln bildend. Zwischen diesen und dem Magenstiel bemerkt man vier durch hellere Färbung markirte Felder, die Stellen der vier ursprünglichen Peristomtrichter; sie sind durch dunkler gefärbte Brücken deutlich von einander geschieden.

Es erübrigt noch, einige Worte über die Sinneskörper hinzuzufügen. *Aurelia* besitzt deren acht. Sie stellen kleine fingerförmige Gebilde dar, welche nach Angabe der Gebrüder Hertwig (6, p. 112) morphologisch und histologisch mit denjenigen der Pelagia übereinstimmen sollen. Ich kann dies bis auf einige Punkte nebensächlicher Art bestätigen. Der Sinneskörper biegt an seiner Basis rechtwinklig ab, um sich parallel der Oberfläche der Subumbrella einzustellen (Fig. 38). Er wird exumbrellar von der Verbindungsbrücke zwischen den beiden Flügellappen überragt, der sogenannten Deckplatte (Hertwig) und erfährt an einer bestimmten Stelle in seinem Ektoderm eine Einkerbung, welche den ganzen Körper in einen kolbig verdickten Endabschnitt und einen größeren basalen Theil gliedert. Der erstere ist solid, der zweite enthält die schon erwähnte Ausstülpung der Lappentasche. Das Ektoderm stellt nur an dem mit Krystallen erfüllten Endabschnitte eine einfache Lage sehr platt ausgezogener Zellen dar, nach der Basis dagegen schwillt es sowohl exumbrellar wie subumbrellar mächtig an und lässt ein ausgesprochen cylindrisches Epithel hervorgehen. Die hohen Zellen stehen sehr dicht und ihre Kerne in verschiedener Höhe. Unterhalb derselben gewahrt man exumbrellar wie subumbrellar einen Strang von äußerst feinen Nervenfibrillen, die gelegentlich auch quer durchschnitten sind. Den exumbrellar gelegenen Zellkomplex bezeichnet man als Ocellus, er stellt das Licht und Wärme percipirende Organ dar. An der Basis des Sinneskörpers wechselt das Ektoderm plötzlich seinen Charakter, indem es in ein dünnes Plattenepithel übergeht. Die Stützlamelle ist am Ende des Sinneskolbens sehr dünn, wird basalwärts stärker, wo

sie die Nervenfibrillen und die noch zu besprechenden sternförmigen Zellen in sich aufnimmt und erhält in der Deckplatte bei vollkommen homogenem Bau eine große Mächtigkeit und gallertige Beschaffenheit. Das Entoderm weist im peripheren Theil der Lappentasche dorsal und ventral einen verschiedenen Charakter auf, dort kubische oder cylinderförmige Zellen, hier ein typisches Plattenepithel. An der Basis des Sinneskörpers nehmen die Zellen beider Schichten aber ein cylinderförmiges Aussehen an, um beim Eintritt in den Endabschnitt sich flächenhaft auszuziehen. Das Otolithensäckchen hat sich vom übrigen Entoderm scharf abgegrenzt und stellt eine Anhäufung von in einander geschobenen, mit Konkrementen versehenen Zellen dar. Ein kleines excentrisch gelegenes Lumen verräth, dass dies Gebilde sich von dem Entodermdivertikel seiner Zeit abgeschnürt hat. Die Konkremente (Fig. 40) haben ein deutlich krystallinisches Gepräge; die kleinen Krystalle zeigen scharfe Kanten und Ecken, die großen sind fast durchweg prismatisch. Die Farbe ist bei beiden grünlich-gelb. Die die Krystalle bildenden Zellen zeigen einen Kern, der bei zunehmender Größe der ersteren an das eine schmale Ende der Zelle gedrängt wird.

Schneidet man einen Sinneskörper einer lebenden Ephyra ab und untersucht diesen frisch unter Zusatz von etwas Essigsäure, so findet man, sobald durch mäßiges Klopfen auf das Deckgläschen die Dissociation des Gewebes bewirkt worden ist, schön isolirte oder in Gruppen zusammenhängende Zellen dreierlei Art (Fig. 39). Zunächst fallen spindelförmige Zellen auf mit einem starren peripheren Fortsatz und Kernen, die bald in der Mitte, bald mehr basal gelegen sind. Diese Art ist durchaus ähnlich den von Hertwig (6) als Sehzellen bezeichneten Gebilden bei *Oceania* und *Lizzia* mit dem einzigen Unterschiede, dass da der periphere Zelltheil noch schmaler ist als bei *Aurelia*. Die zweite Art sind kegelförmige Zellen entsprechend den sogenannten Pigmentzellen (Hertwig). Leider konnte ich in keinem Falle ein Pigment nachweisen, während Carrière (4, p. 91) dasselbe als roth, rothbraun oder schwarz beschreibt.

Beide Arten entwickeln basal Ausläufer, die theils einfach, theils gegabelt sind und sich oft rechtwinklig in die Stützlamelle umbiegen. Gelegentlich gelingt es auch, deutlich einen Zusammenhang mit sternförmigen Zellen zu konstatiren, die durch ihre großen Kerne und stark gekörntes Protoplasma sich als Ganglienzellen ausweisen. Sie wurden in ähnlicher Form auch bei *Lizzia* und *Oceania* von Hertwig gefunden und abgebildet.

Zum Schlusse möchte ich noch bemerken, dass ich einmal eine Ephyra mit elf Lappentaschen und der gleichen Anzahl von wohl ausgebildeten Sinneskörpern sah. Dieser interessante Befund stimmt mit den Angaben von Ballowitz (18) überein, welcher eine große Anzahl von abnorm gebauten Aurelien untersuchte und hinsichtlich der Randkörper Variationen von 6—15 feststellte (p. 243).

Die durch vorstehende Untersuchung gewonnenen Resultate lassen sich in folgenden Sätzen kurz zusammenfassen:

1) Die Tentakelvermehrung vollzieht sich in den Ordnungszahlen 4, 8, 16, 24. Das 12- und 20tentakelige Stadium sind Zwischenphasen.

2) Am Fuß der Larve sind Drüsenzellen mit Pseudopodien nachweisbar.

3) In den Nesselwülsten der Tentakeln erscheint das Ektoderm stellenweise zweischichtig. Die Nesselzellen entsenden Fortsätze in die Stützlamelle und treten hier mit Ganglienzellen in Verbindung. Die fertig ausgebildeten Nesselkapseln lassen zwei verschiedene Größen erkennen.

4) Ein Septaltrichter im Sinne Goette's ist weder bei jungen noch bei älteren Scyphistomen vorhanden, jedoch zeigt sich bei letzterem als völlige Neubildung interradial eine Einstülpung, an welche der Muskel sich distal anschmiegt. Dieser Trichter (»Peristomtrichter«) ist auch histologisch vom Septalmuskel durchaus verschieden. Der Trichter reicht nur durch $^1/_5$—$^1/_4$ des Becherabschnitts der Larve und liefert nicht die Subgenitalhöhle, sondern ist eine vorübergehende ektodermale Einwucherung in die Täniole. Er lässt sich bei der freischwimmenden Ephyra noch mit einem Muskelrest nachweisen.

5) Ein ektodermales Schlundrohr existirt nicht.

6) Die Entodermzellen des Gastralraums zeigen eine deutlich extra- und intracelluläre Verdauung.

7) Die Täniolen erstrecken sich bei jungen Scyphistomen nicht über ein Drittel, bei älteren nicht über die Hälfte des Centralmagens hinab.

8) Die Zellvermehrung am äußersten Täniolenrande ist eine rein lokale Differenzirung des Entoderms. Ein Hinabwachsen vom Ektoderm des Mundes aus tritt nicht ein.

9) Auf ganz frühen Stadien sind keine Magentaschen im Goette'schen Sinn vorhanden, sondern nur durch die Täniolen bedingte Magenrinnen. Beim achtarmigen Scyphistoma treten zuerst vier

Magentaschen auf. Sie sind im Inneren durch echtes Entoderm ausgekleidet. Sobald die Septalostien sich angelegt haben, bilden sich die acht Lappentaschen.

10) Das Tentakel-Ektoderm hat starke, längsverlaufende Muskelfibrillen, das Entoderm feine cirkulär laufende Fibrillen, welche sich gelegentlich verzweigen. Beide Arten Fibrillen sind quergestreift.

11) In der Stützsubstanz treten zuerst im achtarmigen Stadium Mesenchymzellen auf, welche mit der weiteren Entwicklung der Larve sich in stets reicherem Maße zeigen und ein typisches, faseriges Bindegewebe hervorgehen lassen. Die Zellen entstammen sowohl dem Ektoderm wie dem Entoderm.

12) Die Rückbildung der Tentakeln erfolgt theils nach vorhergehender Einschnürung an der Basis und nachfolgendem Abwerfen, theils durch Schrumpfung und Atrophie des Gewebes mit Hilfe von phagocytären Zellen.

13) Die Sinneskörper sind nicht die umgewandelten basalen Theile der Tentakeln, sondern sie entstehen als Ausstülpung aus dem subumbrellaren Rande der acht Lappentaschen central von den perradialen und interradialen Tentakeln.

14) Bei der freien Ephyra lassen sich aus den Sinneskörpern Sehzellen in Verbindung mit Ganglienzellen erkennen.

Rostock, im Juni 1901.

Litteraturverzeichnis.

1. Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria. Denkschr. der kaierl. Akademie der Wissenschaften. Wien 1878.
2. Claus, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. 1883.
3. Claus, Über die Entwicklung des Scyphostoma von Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora. 1890.
4. Hein, Untersuchungen über die Entwicklung von Aurelia aurita. Inaugural-Dissertation. 1900. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVII. 3. Heft.
5. Grenacher, Über die Nesselkapseln von Hydra. Zool. Anz. XVIII. Jahrg. 1895. Nr. 482.
6. R. u. O. Hertwig, Nervensystem und Sinnesorgane der Medusen.
7. Krukenberg, Vergleichend-physiologische Studien. II. Reihe. 1. Abth. Kritik über eine sogenannte intracelluläre Verdauung bei Cölenteraten.
8. Kowalevsky, Bildung des Mantels der Ascidien. Mémoires de l'académie impériale des Sciences de St. Pétersbourg. VII. Série. Tome XXXVIII. No. 10.

9. Goette. Entwicklung der Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata. 1887.
10. Goette, Claus und die Entwicklung der Scyphomedusen. 1891.
11. Goette, Vergleichende Entwicklung von Pelagia noctiluca Pér. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. 4. Heft. 1893.
12. Goette, Wie man Entwicklungsgeschichte schreibt. Zool. Anz. Bd. XXIII. Nr. 627. 1900.
13. Ida Hyde, Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII. 4. Heft. 1894.
14. Carrière, Sehorgane der Thiere.
15. Chun, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. II, 2.
16. Hertwig, Actinien. Jena 1879.
17. Appellöf, Studien über Actinienentwicklung.
18. E. Ballowitz, Über Hypomerie und Hypermerie bei Aurelia aurita Lam. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, von W. Roux. Bd. VIII. Heft 2.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Buchstabenbezeichnung:

Cb, Cnidoblast;
Cz, Cnidocil;
D, Darm;
Di, Diatomee;
Dm, Deckelmembran;
Dpl, Deckplatte;
Dz, Drüsenzelle;
Ec, Ektoderm;
En, Entoderm;
F, Faserzüge;
Flp, Flügellappen;
Flt, Flügeltasche;
G, Gallerte;
Gg, Ganglienzelle;
Gt, Gastraltentakel;
Kz, Körnerzelle;
Lgm, Längsmuskel;
Lpt, Lappentasche;
M, Muskelfibrille;
Mfl, Mesenterialfilamente;
Mg, Magen;
Mgr, Magenrinne;
Mst, Magenstiel;
Msz, Mesenchymzelle;
Mta, Marginaltasche;
N, Nervenfibrille;
Na, Nahrungskörper;
Nb, Nesselbatterie;
Nf, Nesselfaden;
Nk, Nesselkapsel;
Nw, Nesselwulst;
O, Mund;
Oc, Ocellus;
Ot, Otolith;
Ots, Otolithensäckchen;
Pb, Proboscis;
Pdn, Peridermnapf;
Pgz, Pigmentzelle;
Phz, phagocytäre Zelle;
Psp, Pseudopodien;
Pst, Peristom;
Ptr, Peristomtrichter;
Pz, Pigmentzelle;
Rgm, Ringmuskel;
RT, Tentakel in Rückbildung
S, Sinneskörper;
Sm, Septalmuskel;
So, Septalostium;
Spl, Sarkoplasma;
St, Stützlamelle;
Stl, Stilett;
Sz, Sehzelle;
T, Tentakel;
Ta, Tasche,
Tb, Tentakelbasis;
Tfg, Theilungsfigur;

Tn, Täniole;
Uhm, Umhüllungsmembran;
Vdz, verdauende Zellen;
vS, verdichtetes Sekret;
Z, Zoochlorellen.

Tafel XII und XIII.

Fig. 1. *a*, achtarmiges Scyphistoma mit dislocirtem Tentakel. Vergr. 140 *b*, Tentakel im optischen Querschnitt. *c*, Tentakel in der Flächenansicht. Vergr. *b* und *c* 620.

Fig. 2. Älteres Scyphistoma. Blick auf die Mundscheibe und in den Magen. Tentakel abgeschnitten gezeichnet. Vier Taschen. 20 Tentakel. Größe der Larve = 4 mm. Vergr. 43.

Fig. 3. Dasselbe. Tentakel in abnormer Anordnung. Größe 3,5 mm. Vergrößerung 31.

Fig. 4. Ephyra-Bildung. 24 Tentakel, acht Lappentaschen. Größe 3—4 mm. Vergr. 43.

Fig. 5. Ektoderm vom Fuß. Drüsenzellen mit Pseudopodien. Zoochlorellen. Größe der Larve 4 mm. Vergr. 1160.

Fig. 6. Tentakel mit Nesselbatterien und guirlandenartigen Nesselwülsten. Vergr. 350.

Fig. 7. Nesselkapseln und Nesselzelle. Vergr. 1200.

Fig. 8. *a*, Nesselwulst. Zelle mit Fortsatz. Ganglienzelle. *b*, Nesselkapsel mit Ringmuskulatur. Cnidoblast in Verbindung mit einer Ganglienzelle. Lebende Thiere. Zupfpräparat. Vergr. *a* 812, *b* 1160.

Fig. 9*a*. Längsschnitt im Interradius durch den Leibesabschnitt eines 0,6 mm großen Scyphistoma. Vergr. 350.

Fig. 9*b*. Flächenschnitt durch das Peristom und eine Tentakelbasis. Größe 0,49 mm. Vergr. 427.

Fig. 10. Querschnitt durch die Täniole. Größe 0,49 mm. Vergr. 427.

Fig. 11*a*. Querschnitt durch den Septalmuskel. Größe der Larve 1,2 mm. Vergr. 800.

Fig. 11*b*. Dasselbe, aber tiefer.

Fig. 12. Längsschnitt durch Proboscis. Septalmuskel und Lappentasche 2 mm. 20 Tentakel. Vergr. 190.

Fig. 13. Septalmuskel und Peristomtrichter, stark vergrößert. 800/1.

Fig. 14. Macerationspräparat vom Septalmuskel, 3 mm. Vergr. 427.

Fig. 15. *a*, Querschnitt durch Trichter und Muskel hoch oben, 2 mm. 24 Tentakel. Vergr. 190. *b*, Partie der Täniolenwurzel bei Vergr. 800.

Fig. 16*a*. Querschnitt durch Trichter, Muskel und Täniole etwas tiefer. 24 Tentakel, 2 mm. Vergr. 190.

Fig. 16*b*. Dasselbe, nur ganz unten. 24 Tentakel, 5 mm. Vergr. 190.

Fig. 17. Längsschnitt durch die Lappentasche und Sinneskörperanlage, 2 mm. Vergr. 234.

Fig. 18. Dasselbe, weiteres Stadium. Tentakel in Rückbildung, 2 mm. Vergr. 200.

Fig. 19. *a*, Querschnitt durch die Proboscis und die Tentakel, 0,6 mm. Vergr. 234. *b*, Theil der Proboscis bei Vergr. 1100.

Fig. 20. Längsschnitt durch eine achtarmige Larve, 0,65 mm. Vergr. 127.

Fig. 21. *a*, *b*, Entodermzellen des Magens, mit der Verdauung beschäftigt. *c*, dasselbe aus dem Stielkanal, 1,5—2 mm. Vergr. 1200.

Fig. 22. Querschnitt durch eine Täniole eines jungen Scyphistoma. 0,5 mm. Vergr. 640.

Fig. 23. Dasselbe, älteres Stadium, 2 mm. Vergr. 190.

Fig. 24 *a*. Dasselbe, 2,5 mm. Vergr. 190.

Fig. 24 *b*. Totalpräparat. 16 Tentakel, 3 mm. Vergr. 43.

Fig. 25. Längsschnitt durch ein achtarmiges Stadium, 0,6 mm. Vergr. 200. Taschenbildung.

Fig. 26. Querschnitt durch die Taschen und Proboscis eines etwas älteren Thieres. 12 Tentakel, 1,2 mm. Vergr. 127.

Fig. 27. *a*, *b*, Querschnitt durch die Taschen und das Peristom. *a*, mit Septalostium. 16 Tentakel, 1,5 mm. Vergr. 126.

Fig. 28. Längsschnitt durch die Tentakelbasis. Vergr. 560.

Fig. 29. Tangential angeschnittener Tentakel mit Längs- und Ringmuskulatur, 4 mm. Vergr. 812.

Fig. 30. Querschnitt durch Ektoderm und Gallerte des Stieles eines älteren Scyphistoma, 1,5 mm. Vergr. 800.

Fig. 31. Dasselbe vom Fuß, 4 mm. Vergr. 427.

Fig. 32. Totalpräparat. Anfang der Strobilation. Vergr. 126.

Fig. 33 u. 34. Längsschnitte durch in Rückbildung begriffene Tentakel. 2 mm. Vergr. 560. Fig. 34 *b* Vergr. 1200.

Fig. 35. Dasselbe, 2 mm. Vergr. 350.

Fig. 36. *a*, Querschnitt durch eine 5 mm große freie Ephyra. Vergr. 104. *b*, Partie des Peristomtrichters, stärker vergrößert. 350/1.

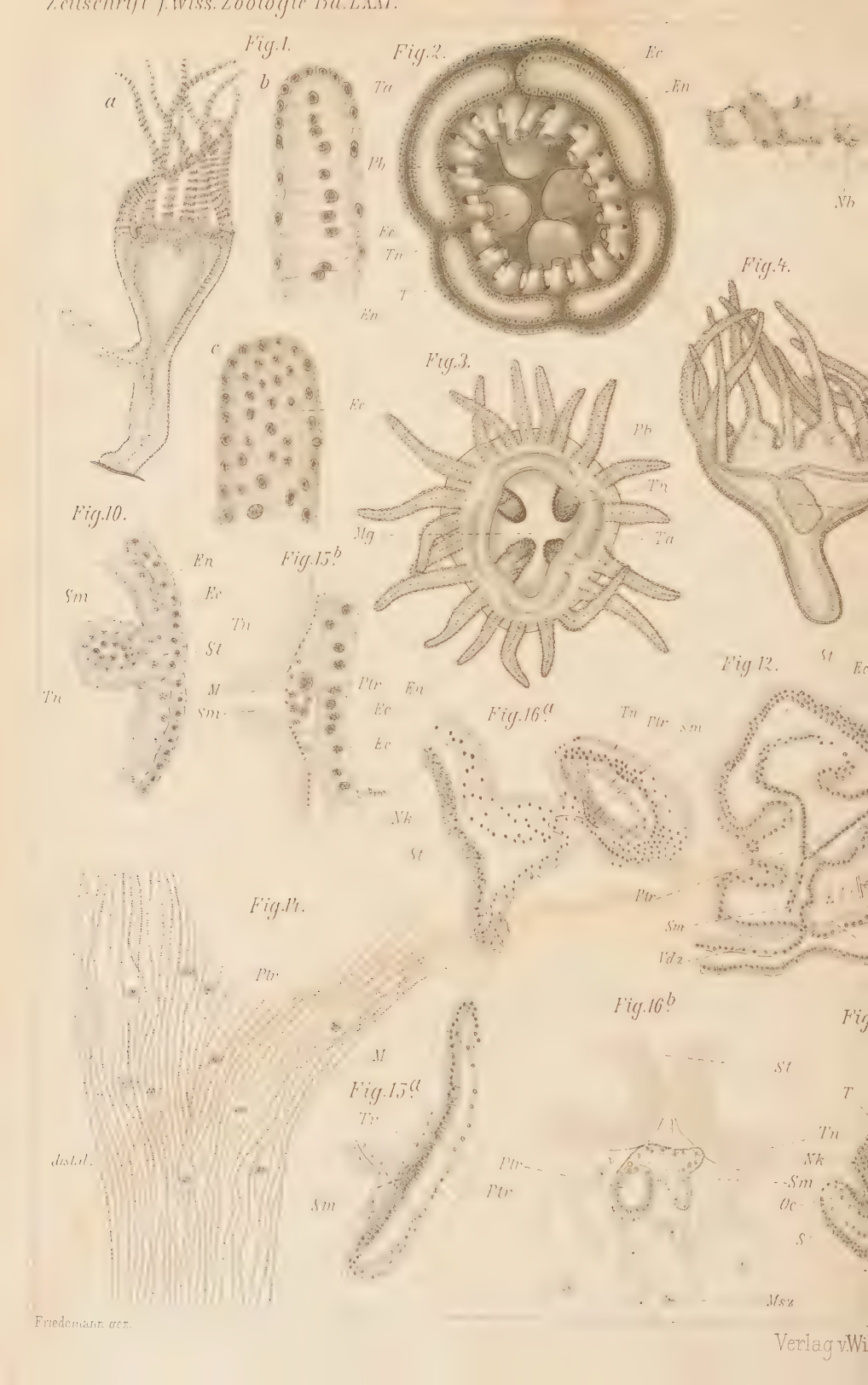
Fig. 37. Ephyra, Totalpräparat. Vergr. 43.

Fig. 38. Querschnitt durch den Sinneskörper einer freien Ephyra, 5 mm. Vergr. 406.

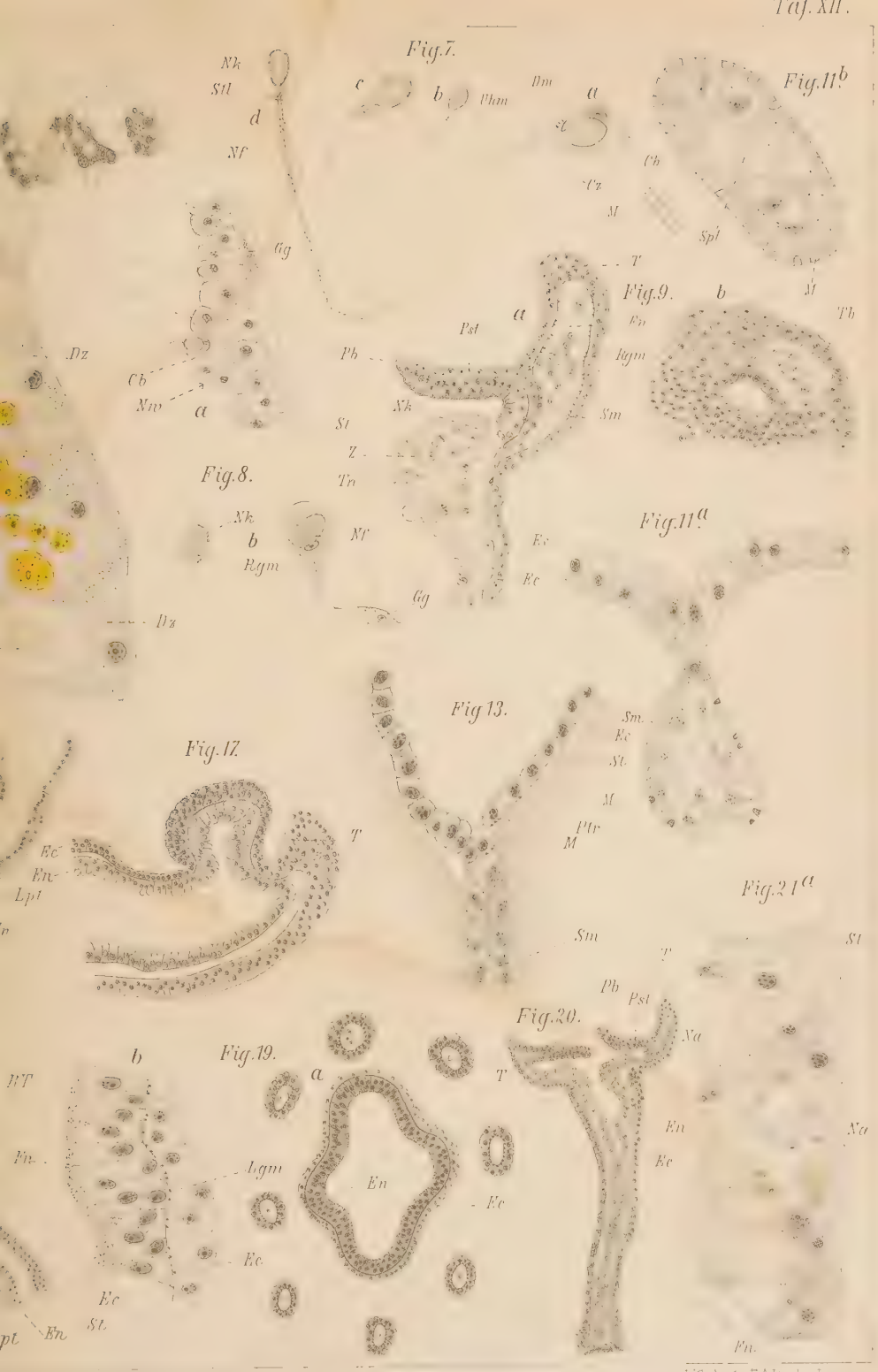
Fig. 39. Isolationspräparate aus dem Sinneskörper. Vergr. 812.

Fig. 40. Endabschnitt des Sinneskolbens, Otolithen. Vergr. 350.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

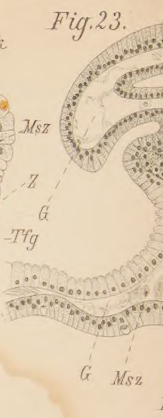


Friedemann gez.



ann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



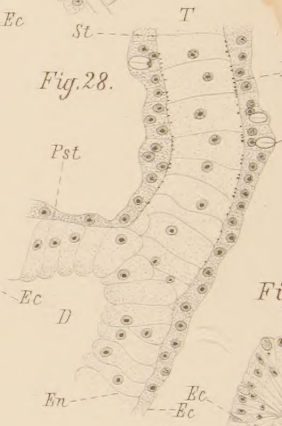


Fig. 35.

Fig. 34.

Fig. 32.

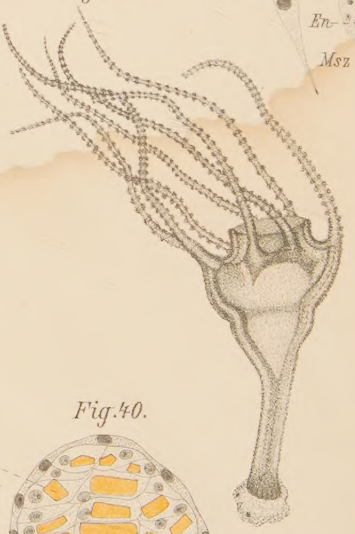
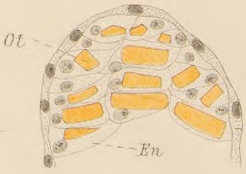


Fig. 39.

Fig. 40.



nann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.